

**TARTU ÜLIKOOL**

**ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT**

**ZOOLOOGIA OSAKOND**

**LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL**

Helerin Lilleleht

# **MEELEELUNDITE FUNKTSIONEERIMINE MUUTUVATES KESKKONNATINGIMUSTES**

Bakalaureusetöö

12 EAP

Juhendaja: Marko Mägi

Tartu 2019

## **Meeleelundite funktsioneerimine muutuvates keskkonnatingimustes**

Rahvastiku suurenemisega kaasnevad globaalsed keskkonnamuutused mõjutavad liike ja nende vahelisi suhteid. Keskkonnaprobleeme, fenotüübi muutusi, käitumist ja isendi kohasust seovad omavahel meeleelundid, mille kaudu organismid saavad olulist teavet ümbritseva keskkonna kohta. Loomad kasutavad suhtluseks nii akustilisi, visuaalseid kui ka keemilisi signaale, mis võimaldavad vältida kisklust, leida paarilisi, ära tunda liigikaaslast, toituda, kaitsta kodupiirkonda jne. Antropogeensed muutused keskkonnas mõjutavad nende signaalide levikut, tuvastamist ja struktuuri, samuti kahjustavad paljud keskkonnahäiringud otseselt meeleelundite anatoomiat. Muutuvates oludes hakkama saamiseks võivad liigid kohaneda geneetiliselt või läbi käitumusliku ning sensoorse plastilisuse. Oluline on mõista looduslike keskkonnamuutuste ja liigisisese meeleorganite mitmekesisuse seost, mis näitab liigi kohanemisvõimet muutustele ning võimaldab ennustada antropogeensete muutuste tagajärgi.

Märksõnad: keskkonnamuutused, loomade kohastumine, meeleelundid, signaalide levik, antropogeenne mõju

## **Function of sensory organs in changing environmental condition**

Global changes in the environment associated with a rapidly increasing human population are affecting inter-species interaction. The environmental problems, phenotype changes, behavior and the fitness of the specimen are interconnected by the senses through which organisms receive important informational cues about the surrounding environment. Animals communicate with acoustic, visual and chemical signals, which enable individuals to avoid predation, find a mating partner, recognize a member of the same species, feed, protect their territory etc. Anthropogenic changes in the environment affect the distribution, detection and structure of these signals. Many environmental disturbances directly affect the anatomy of the sensory organs. In order to cope with changing circumstances, species can adapt genetically or via behavioural and sensory plasticity. It is important to understand the interrelation between natural environmental changes and intra-species sensory organ diversity. This directly indicates the species ability to adapt to changes and furthermore, predict the consequences of anthropogenic changes.

Keywords: environmental change, adaption, sensory organs, signal transmission, anthropogenic impact

CERCS: B280 Loomökoloogia

# Sisukord

Sissejuhatus .....	4
1. Loomade vastused keskkonnamuutustele .....	6
1.1. Signaalide kandumine .....	6
1.2. Keskkonnamuutuste otsene ja kaudne mõju .....	8
1.3. Multimodaalsete signaalide levik .....	9
1.4. Kohanemine muutuvate keskkonnaoludega .....	12
1.5. Erinevate meeleorganite kasutamine kvaliteetseima teabe saamiseks .....	13
2. Kliimamuutusega kaasnevad probleemid.....	15
2.1. Temperatuuritõus .....	15
2.2. Veekogude hapestumine .....	19
3. Linnastumisega kaasnevad probleemid.....	23
3.1 Müra.....	23
3.2 Tehisvalgustus .....	28
4. Elupaiga fragmenteerumine ja kadumine.....	36
5. Magnetilise orienteerumise häiringud.....	41
6. Keemiline reostus.....	43
Kokkuvõte .....	47
Summary.....	49
Tänuavaldus.....	52
Kasutatud kirjandus .....	53

## Sissejuhatus

Inimesed hõivavad järjest suuremaid maa-alasid ning kasutavad üha enam looduslikke ressursse. Inimtegevus mõjub negatiivselt biosfäärile, vähendades liikide arvukust ja levikut ning muutes looduslikku tasakaalu. Tänapäeval ohustavad ökosüsteeme inimtekkelised probleemid, näiteks temperatuuri tõus, tehisvalgustuse intensiivistumine, elupaiga fragmenteerumine, keemiline reotus, jne, mille kaudu isendi kohasus suureneb või väheneb. Keskkonnaprobleeme, fenotüübi muutusi ja isendi kohasust seovad omavahel meeleelundid, mille kaudu organismid saavad teavet ümbritseva keskkonna kohta. Keskkonnaprobleemide otsese või kaudse mõju tõttu võib muutuda isendi füsioloogia ja käitumine. Meeleelundite abil saavad organismid olulist teavet kiskjate, liigikaaslaste ning keskkonna füüsikaliste omaduste kohta, mis kõik koos kujundavad loomade käitumist, näiteks paarumiskäitumist, valvsust ning elupaiga valikut. Keskkonnaprobleeme uurides keskendutakse rohkem loomade käitumise analüüsimisele, kuigi tuleks rõhku pöörata meeleelunditele, mis neid käitumuslikke vastuseid vallandavad.

Loomad kasutavad suhtluseks signaale, kus üks osapool saadab signaali ning teine võtab selle vastu, analüüsib ja vastab saadud teabe põhjal. Inimese põhjustatud keskkonnamuutused segavad visuaalsete, akustiliste, kui ka keemiliste signaalide levikut. Sensorse stressori iseseisval esinemisel ei pruugi isendi käitumine muutuda, kuid kahe stressori koosesinemisel võib toimuda ühe stressori võimendumine suurenenud stressihormoonide taseme tõttu kehas. Sensorsete stressorite esinemisel eelistavad loomad kasutada multimodaalseid signaale, kus signaali komponente edastatakse saajale kahe või rohkema meeleorgani kaudu (Stevens, 2013). Näiteks kasutavad kärestikuliste veekogude ääres elavad konnad signaalide edastamiseks lisaks häälisustele ka jalgu, liigutades neid häälitsemise ajal (Preininger *et al.*, 2013). Teine viis kvaliteetseima teabe saamiseks häiritud keskkonnas on meeleorganite osatähtsuse muutmine; erinevatel loomarühmadel on selliste vahetuse osas kindlad eelistused. Muutuvas maailmas hakkama saamiseks peavad liigid kohanema antropogeensete häiringutega. Liigid võivad kohaneda geneetiliselt läbi mitme põlvkonna, plastiliselt või häiritud keskkonnast eemaldumisega. Keskkonnamuutuste tõttu tekkinud uued fenotüübid võivad muutuda geneetiliselt püsivateks ehk päranduvateks (Badyaev, 2009). Oluline on mõista looduslike keskkonnamuutuste ja liigisisese meeleorganite mitmekesisuse seost, mis näitab liigi

kohanemisvõimet muutustele ning võimaldab ennustada antropogeensete muutuste tagajärgi (Kelley *et al.*, 2018).

Antud bakalaureusetöös valisin keskkonnahäiringuteks järgmised probleemid: temperatuuritõus, veekogude hapestumine, müra, tehisvalgustus, elupaikade fragmenteerumine ja muutumine, magnetilise orientatsiooni häiringud ja keemiline reostus. Töös üritasin anda ülevaate kõikide loomarühmade kohta sõltuvalt leitava kirjanduse rohkusest, samuti käsitlesin iga probleemi juures selle mõju erinevatele meelelunditele. Selle bakalaureusetöö eesmärgid on:

1. Tutvustada liike ja loomarühmi, keda on antud teema raames kõige rohkem ning kõige vähem uuritud.
2. Anda ülevaade meelelunditega seotud teadmistest ja puudujääkidest keskkonnaprobleemide raamistikus.
3. Tutvustada võimalikke uurimissuundasid tulevikus.

# 1. Loomade vastused keskkonnamuutustele

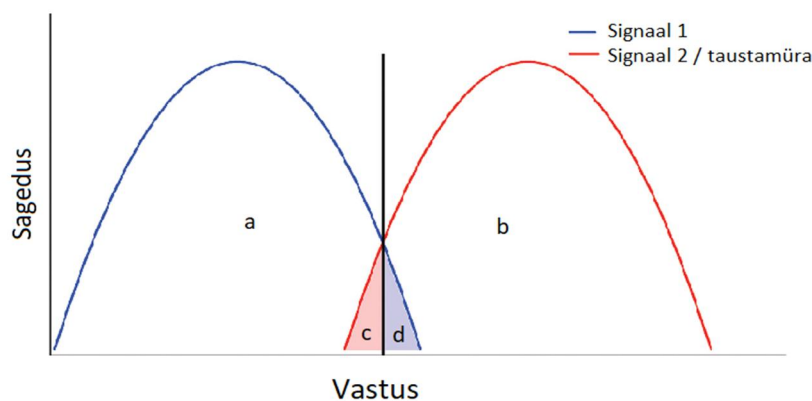
## 1.1. Signaalide kandumine

Organismid kasutavad meeleelundeid keskkonnamuutuste ja olude tõlgendamisel, saades teavet valgustingimuste, keemiliste ja biofüüsikaliste olude kohta. Meeleelundkond on vahelülis keskkonnaseisundi ja organismi füsioloogia ja käitumise vahel, vahendades liigispetsiifilisi vastuseid keskkonnamuutustele ja määraes isendi individuaalse kohastumuse. Sensoorne süsteem ehk meeled – lõhnataju, kuulmine haistmine, nägemine, kompimine – on hädavajalikud, et tuvastada eluks vajalikke signaale. Signaalid võimaldavad isenditel vältida kisklust, leida paarilisi, ära tunda oma liigikaaslast, toituda ja kaitsta kodupiirkonda (Kelley *et al.*, 2018). Meeleelundite evolutsioon on kujundanud organismide võimet tajuda keskkonnast tulenevaid signaale ning loonud kindlad suhtlemissüsteemid sõltuvalt organismi elukeskkonnast, mõjutades seega liigiteket ja aidates kaasa mitmekesisuse tekkimisele (Collin & Hart, 2015).

Organismid võtavad omavahelises suhtluses signaale vastu meeleelundite abil, kus üks osapool on signaali tootja ja teine vastuvõtja. Kuid samu signaale võivad kasutada ka läheduses asuvad organismid teabe saamiseks, mis võib aidata vältida kisklust või vastupidi, soodustada kiskja rünnaku edukust (Stevens, 2013). Signaalide tuvastamisel on neli erinevat võimalust (**Joonis 1**):

- a) signaali õige tuvastamine
- b) mittereageerimine ebaolulisele taustamürale
- c) ebaolulise müra tuvastamine signaalina ja sellele reageerimine
- d) signaalile mittereageerimine

Meeleelundid peavad olema piisavalt tundlikud, et tuvastada ja eristada nõrku signaale taustamürast. Mürarikkas keskkonnas kehtivad signaalide tuvastamiseks kindlad kriteeriumid, mille korral piirangud vähendavad loomade reageerimist ebaolulistele signaalidele. Nõrkade kriteeriumite korral ei filtreeri meelorganid liigset teavet. Kasuliku ja ebaolulise teabe



**Joonis 1.** Signaali tuvastamise teooria. Loomad peavad mürarikas keskkonnas eristama signaali (signaal 1) taustamürast (signaal 2). Isendid seavad signaali tuvastamiseks kindlad kriteeriumid (must joon). Tähed a, b, c ja d tähistavad signaalide tuvastamist (Stevens, 2013).

eraldamine on ajule kulukas, vähendades oluliste signaalide tuvastamise kiirust. Rangete kriteeriumite korral võivad olulised signaalid tuvastamata jääda, samas liiga nõrgalt piiritletud kriteeriumite korral esineks rohkem signaalide vale tuvastamist. Parimaks lahenduseks on kriteeriumite asetamine signaalide ja taustamüra kattumispunkti (**Joonis 1**). Näiteks põhjustab kiskja signaalide mittemärkamine isendile kahju rohkem, kui signaalide valesti tõlgendamine kiskja puudumisel (Stevens, 2013).

Inimese põhjustatud keskkonnamuutused, näiteks kliimamuutus, linnastumine ja saastatus, mida antud töös käsitletakse sensoorse saastena, mõjutavad akustiliste, visuaalsete ja keemiliste signaalide tuvastamist nii maismaa- kui ka veeorganismidel (Halfwerk & Slabbekoorn, 2015). Keskkonnatingimused võivad varieeruda ajaliselt ja ruumiliselt suurel määral. Näiteks tänavalaternate põhjustatud muutused valgustingimustes, nii koidikul kui videviku ajal, muudavad biotilist taustamüra. Päevased ja aastasisesed temperatuuri- ja tuulemuutused põhjustavad samuti keskkonnatingimuste kõikumisi, näiteks on kiirteed päeval mürarikamad, kui öösel ja liikluse müra levib külmadel kevadpäevadel kaugemale kui soojadel (Halfwerk *et al.*, 2011). Sensoorne häiring võib põhjustada muutusi loomade käitumises ja hormonaalsüsteemis ning segada signaalide tuvastamist ja töötlemist. Sensoorne stressor võib mõjuda ainult ühele tajule – unimodaalne (ingl *unimodal*); teisel juhul mõjutab ühe meeleorgani häiring teist meelt – ristmodaalne (ingl *cross-modal*); lisaks võib mõju olla multimodaalne (ingl *multimodal*), mille puhul on häiringust mõjutatud vähemalt kaks meeleorganit (Halfwerk & Slabbekoorn, 2015).

Meeleorganid võivad häiringutega kohaneda geneetiliselt (sensoorne adaptatsioon) läbi mitmete põlvkondade, või läbi käitumusliku ning sensoorse plastilisuse. Antropogeensed muutused keskkonnas mõjutavad kõiki meeli korraga, muutes sellega neuroloogilisi protsesse ja sellega omakorda organismi käitumist ja keskkonnast teabe omastamist (Kelley *et al.*, 2018). Oluline on mõista looduslike keskkonnamuutuste ja liigisisese meeleorganite mitmekesisuse seost, mis näitab liigi kohanemisvõimet muutustele ning võimaldab ennustada antropogeensete muutuste tagajärgi (Kelley *et al.*, 2018).

Paljudes teadustöodes on enamasti uuritud ühe stressori (kõrge temperatuur, müra jne) mõju organismile, kuid looduslikus keskkonnas esinevad tihti need stressorid koos. Seetõttu tuleks keskenduda üldisemale pildile ja uurida stressorite koosinemise mõju loomade käitumisele. Samuti on paljud teadustööd, kus uuritakse loomade vahelist suhtlust, keskkonnahäiringu mõjust ühe sensoorse kanali kaudu levivatele signaalidele, kuid viimased uurimused on näidanud, et loomad eelistavad häiritud keskkonnas kasutada multimodaalseid signaale, mis võivad muuta isendi käitumuslikku vastust. Lisaks kasutatakse uurimustes kindlaid mudelliike, kuna nende tunnuseid on mugavam uurida. Tulevikus tuleks uuritavate liikide nimekirja laieneda, kuna muidu puuduvad teadmised tundlike ja kaitset vajavate liikide kohta. Keskkonnamuutuste mõju närvisüsteemile ja neurotransmitteritele on veel vähe uuritud, kuid see on oluline alus mõistmaks organismide vastuseid häiritud keskkonnale.

## 1.2 Keskkonnamuutuste otsene ja kaudne mõju

Keskkonnamuutused võivad organisme mõjutada otseselt ja kaudselt. Abiootilised faktorid mõjuvad otse füsioloogiale ja käitumisele (Gunderson *et al.*, 2017). Abiootilisteks, organisme mõjutavateks teguriteks on näiteks CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni ja temperatuuri tõus, mille tagajärjel muutuvad elupaigad ebasobivaks (Dillon *et al.*, 2010). Kaudsed efektid mõjutavad liikide- ja populatsioonidevahelisi suhteid. Nii võib näiteks temperatuuri muutudes parasiitide arvukus tõusta, suurened kisklus ning muutuda sümbiootilised- ja konkurentsisuhted (Mignatti *et al.*, 2016; Dell *et al.*, 2014; Dallalio *et al.*, 2017). Kuigi kaudseid ja otseseid efekte käsitletakse tihti eraldiseisvatena, on muutus liikidevahelises suhtluses alati tingitud otsesest mõjust vähemalt ühele liigile (Gunderson *et al.*, 2017). Kaudse mõjuna võib käsitleda kliimamuutustest põhjustatud rändlindude hilinemist



pesitsusaladele, mis lindude pesitsuse alguse ja nende saakobjektide fenoloogilise nihke tõttu avaldavad otsest mõju lindude pesitsusedukusele. Kui lindude meelegeorganid suudaksid talvitusajal keskkonnatingimusi täpsemini tajuda, oleks neil suurem lootus õigel ajal pesitsusaladele jõuda, et lõigata kasu maksimaalsest toidurohkusest (Senner *et al.*, 2016).

### 1.3 Multimodaalsete signaalide levik

Multimodaalsete signaalide komponente edastatakse saajale kahe või rohkema meelegeorgani kaudu (Stevens, 2013). Sellistele signaalidele toetumine võimaldab saada keskkonnahäiringute kohta usaldusväärsemat teavet, kuna ühe meelegeelundi pärsitud signaalide töötlemisvõime korral kasutatakse teise meelegeorgani abi (Brumm & Slabbekoorn, 2005). Näiteks kasutavad kärestikuliste veekogude ääres elavad konnad signaalide edastamiseks lisaks häälisustele ka jalgu, liigutades neid häälitsemise ajal. Selline signaalide võimendamine häiritud keskkonnas tagab nende parema leviku (Preininger *et al.*, 2013). Samas on multimodaalsed signaalid tundlikumad häiringutele olukordades, kus loomad toetuvad sensorsete signaalide võrdlusele, et saada teatud teavet, nagu näiteks kaugust signaliseerijast (Halfwerk & Slabbekoorn, 2015). Samaaegselt edastatud signaalid jõuavad vastuvõtja ajju viivitusega, mis võimaldab täpsemini tuvastada signaliseerija kaugust (Halfwerk *et al.*, 2014). Meelegeorganite samaaegne kasutamine tagab täpsema vastuse keskkonnas toimuvale, aidates kiiremini kooskõlastada pea ja silmade liikumist, näiteks pöörab loorkakk (*Tyto alba*) kiirelt oma pead saaklooma suunas, olles eelnevalt hääle põhjal tuvastanud saagi asukoha (Colonius & Diederich, 2004; Takahashi, 2010).

















Erinevat tüüpi signaalide kasutamisel on nii nõrkusi kui tugevusi. Näiteks levivad visuaalsed signaalid kiiresti, kuid levik on takistatud nägemist piiravate objektidega. Samas on keemilised signaalid võimelised objektidest mööda liikuma, kuid levivad aeglasemalt kui visuaalsed signaalid. Sarnaste signaalikomponentide korral võib multimodaalne vastus, kas võimenduda või jääda muutumatuks. Erinevate signaalide koosesinades võib multimodaalseid vastuseid olla mitmeid:

a) domineeriv (ingl. *dominance*) – üks komponent domineerib lõpptulemuses

b) sõltumatu (ingl. *independence*) – mõlemad on iseseivad ja lõpptulemusena annavad kaks vastust

c) muutlik (ingl. *modulation*) – üks komponent võib mõjutada teise signaali põhjustatud käitumuslikku vastust

d) uudne (ingl. *emergence*) - kahe komponendi koosesinemine võib anda täiesti uudse vastuse, mida ei tekita kumbki komponent iseseivalt (**Joonis 2**) (Stevens, 2013).

Iseseivad signaali komponendid		Multimodaalne vastus (a + b)	
Teabe üleliigsus			
Signaal	Vastus	 Vastus jääb samaks nagu üksik-signaali puhul	
a		 Vastus on tugevam, kui üksik-signaali puhul	
b			
Teabe konkreetsus			
Signaal	Vastus	 ja  → iseseisvus	
a		 → dominantsus	
b		 või  → mõjutamine	
		 → uus vastus	
Ühe signaali teabe puudumine			
Signaal	Vastus	 Vastus jääb samaks nagu üksik-signaali puhul	
a		 Vastus on tugevam, kui üksik-signaali puhul	
b	puuduv teave	 → uus vastus	

**Joonis 2.** Multimodaalsete signaalide klassifikatsioon. Vasakul tulbas toodud kujundid illustreerivad signaalide vastust isolatsioonis. Paremal tulbas toodud kujundid illustreerivad multimodaalseid vastuseid signaalide koosesinemisel (Stevens, 2013).

Partan *et al.* (2010) kasutasid ühes oma uurimuses orav-roboteid, et uurida hallorava (*Sciurus carolinensis*) vastuseid unimodaalsetele ja multimodaalsetele signaalidele. Oravate omavaheline suhtlus koosneb hääliitsustest ja sabaliigutustest. Uurimuses selgus, et halloravad reageerisid robotorava haukuvatele hoiatushääliitsustele keskmise taseme valvsuse ja hoiatustega, kuid kui robotorava hääliitsusele lisandus sabaliigutamine, kasvas oluliselt halloravate häirekäitumine. Lisaks avastati, et linnas ja mürarikastes piirkondades reageerivad halloravad rohkem saba liigutamisele kui multimodaalsele signaalile.

Põhjuseks pidasid teadlased müra takistavat mõju hoiatushüüde levimisele, mis teeb sabaliigutamise linnakeskkonnas usaldusväärsemaks signaaliks (Partan *et al.*, 2010).

Samaaegne teave, mitme meeleorgani vahendusel, suurendab signaalide tajumist ja ka nende töötlemiseks kuluvat aega. Mitmed tajuga seotud ülesanded toetuvad erinevatest meeleorganitest tuleneva teabe võrdlusele, kuid häiritud keskkonnas on ajul raske võrdluse alusel otsuseid teha (Mcgurk & Macdonald, 1976). Loomad on võimelised ignoreerima ühe meeleelundi tajutud teavet, kui signaalid on ebaselged või kasutama segaseid signaale vahepealsete otsuste tegemiseks (Halfwerk *et al.*, 2014). Samuti võib ebavajaliku teabe töötlemine ühes meeleorganis pärssida vajaliku teabe töötlemist teises meeleelundis (Hale *et al.*, 2017). Tugev müra võib põhjustata valvsuse suurenemist, kuna organism pole võimeline tuvastama kiskja kohalolu ja nii suureneb ümbritseva keskkonna visuaalne jälgimine (Simpson *et al.*, 2015). Sensorne stressor ei pruugi iseseisvalt muuta isendi käitumist, kuid võib muuta teise, meeleorganit mõjutava saastaja toimet. Selline efekt on võimalik, kuna stressor suurendab stressihormoonide taset organismis, suurendades sellega teise stressori mõju käitumisele (Halfwerk & Slabbekoorn, 2015). Stressorid esinevad tavaliselt koos ja võivad mõjuda erinevatel viisidel. Crain *et al.* (2008) jagasid stressorite liitumised oma uurimuses jõu ja suuna alusel kolme kategooriasse: topeltpositiivne, topeltnegatiivne ja vastastikune mõju (**Joonis 3**). Sünergismi ja antagonismi korral liiguvad stressorid ühes suunas, kuid vastastikmõjus on raskem tulemust ennustada, sest stressorid võivad liikuda eri suundades või annavad üksikult positiivse efekti, kuid koos toimides võib efekt olla negatiivne. Näiteks võib sünergismi teguriks A olla ultraviolettkiirgus ja teguriks B temperatuur. Antagonismi korral võib A olla soolsus ja B toksilised ained (Hale *et al.*, 2017).

<u>Stressor</u>	<u>Vastuse vähendamine</u>
A	→ a
B	→ b

Kumulatiivne mõju  $A + B = a + b$

Sünergismi korral:  $A + B > a + b$

Antagonismi korral:  $A + B < a + b$

*Joonis 3. Stressorite liitumine. Stressor (A, B) vähendab isendi vastust a või b võrra (Hale et al., 2017).*

## 1.4 Kohanemine muutuvate keskkonnaoludega

Meeleorganid vajavad teabe töötlemiseks energiat (Niven & Laughlin, 2008). Kui isend või populatsioon hõivab elupaiga, kus teatud meeleeelund ei ole enam vajalik, siis toimib ka looduslik valik selle vastu. Evolutsiooniliste protsesside tulemil panustatakse meeleorganitesse, mis on loomadele antud oludes kõige kohasemad. Näiteks ei ole elektrivälja tajumine (ingl *electric sense*) arenenud maismaaloomadel, vaid pigem veeorganismidel, kuna vesi juhib paremini elektrit kui õhk (Stevens, 2013).

Nagu eelnevalt mainitud (peatükk 1.1), on liikidel kujunenud kindlad vastused antropogeensetele keskkonnamuutustele: plastilisus, geneetiline adaptiivsus, kuid lisaks ka käitumuslik vastus, millest kõige lihtsam on häiritud keskkonna vältimine. Kohanemine uute oludega sõltub organismi vastuvõtlikkusest muutustele. Kui enamasti mõjuvad antropogeensed keskkonnamuutused loomadele negatiivselt, siis osad liigid kohanevad nendega edukalt ning nende populatsioonid kasvavad, mille käigus muutub ökoloogiline tasakaal ja teatud liigid võivad teiste üle domineerima hakata (Baaren & Candolin, 2018). Näiteks tõrjus Põhja-Ameerikas zika-viirusinfektsiooni levitav metsasääsk *Aedes albopictus* välja kohaliku *Aedes aegypti* sääseliigi. *Aedes albopictus* paaritus kohaliku liigiga, mille tagajärjel muutus *Aedes aegypti* steriilseks (Bargielowski & Lounibos, 2016).

Antropogeensed keskkonnamuutused võivad mõjutada partneri leidmist ja tuvastamist, vähendades seeläbi sigivust (Baaren & Candolin, 2018). Selliste muutuste tagajärjel võib tekkida populatsioonis Allee-efekt, mis põhjustab muutusi populatsiooni dünaamikas. Allee-efekti korral väheneb väga suure ja väikese asustustiheduse korral isendite reproduktiivne edu (Shaw & Kokko, 2014). Liiklusrüüst segab kilklase liigi *Gryllus bimaculatus* emastel vastassoo tekitatud helide tuvastamist, mille tagajärjel väheneb liigi arvukus. Neutraliseerimaks müra mõju, võivad isendid muuta oma käitumist paarilise tuvastamisel ja ligimeelitamisel (Schmidt *et al.*, 2014). Lisaks kilklastele, muudavad isased rohutirtsud liigist *Chorthippus biguttulus* liiklusrüüst oma kutsehelid paremini kõlavaks, tõstes helisignaalide sagedust (Lampe *et al.*, 2012).

Käitumuslikud vastused antropogeensetele muutustele on enamasti kahjulikud, näiteks võimetus tuvastada uut kiskjaliiki (Sih, 2013). Sipelgas *Pogonomyrmex mendozanus* ei

suuda puuduliku toitumiskäitumise plastilisuse tõttu kohaneda madalakvaliteedilise toiduga (Raffa *et al.*, 2016). Samuti ei ole paljud liigid võimelised adekvaatselt reageerima globaalsele temperatuuritõusule, mistõttu paljud liigid nihutavad oma areaale pooluste suunas märksa aeglasemalt, kui seda võiks eeldada temperatuurimuutuste põhjal (Gunderson & Stillman, 2015). Optimaalse toitumisteooria (ingl. *optimal foraging theory*) ennustuse kohaselt hakkavad generalistid toidunappuse korral spetsialistideks (Baaren & Candolin, 2018). Evans ja Moustakas (2017) koostasid mudeli, mille põhjal kiskjal on suurem tõenäosus kauem elus püsida, kui keskkonnamuutuste ajal lülitub ta eelistatud saakloomalt ümber uuele. Chapman *et al.* (2010) viisid gupidega (*Poecilia reticulata*) läbi uuringu, kus üht rühma hoiti 72 päeva hämaras ja teist heades valgustingimustes ning uuriti nende võimet leida toitu visuaalsete või keemiliste signaalide abil. Uurimus ilmestab hästi sensoorset plastilisust, kuna heades valgustingimustes elanud gupid olid visuaalsel toiduotsingul oluliselt edukamad hämaras elanud liigikaaslastest. Toidu otsimisel keemiliste signaalide järgi olid aga oluliselt edukamad hämaras elanud gupid.

Keskkonnamuutuste tõttu tekkinud uued fenotüübid võivad muutuda geneetiliselt püsivateks ehk päranduvateks (Badyaev, 2009). Käitumuslik plastilisus võib omakorda muuta looduslikku valikut, kuna paljude isendite sarnase kohastumise tagajärjel kaob valikusurve, sest mitmete genotüüpide kohasus suureneb. Arenguline plastilisus suurendab loodusliku valiku tugevust, sest eelistatud on genotüübid, kes suudavad häiringutingimustes toota suurema kohasusega fenotüübi (Goodwin *et al.*, 2015).

## 1.5 Erinevate meeleorganite kasutamine kvaliteetseima teabe saamiseks

Loomad kasutavad kvaliteetseima sensoorse teabe saamiseks erinevaid meeleorganeid, vahetamise põhjuseks on enamasti abiootilised tegurid, kuid ka biootilised (näiteks sotsiaalsed suhted ja kiskjad). Multimodaalseid vahetusi kasutavad loomad ka liigse tähelepanu vältimiseks, vahetades silmatorkavate signaalide saatmise tagasihoidlikumate vastu (Partan, 2017). Otovic & Partan (2009) tehtud uuringust selgus, et häiringute ajal valisid selgrootud alternatiivseks kanaliks vibratsiooni, samal ajal kui selgroogsed eelistasid kasutada akustiliselt levivaid signaale. Tavapäraselt vahetasid kahepaiksed ja kalad nägemise haistmise vastu, linnud kuulmise nägemise vastu ja imetajatel kindlat trendi ei esinenud (Partan, 2017).

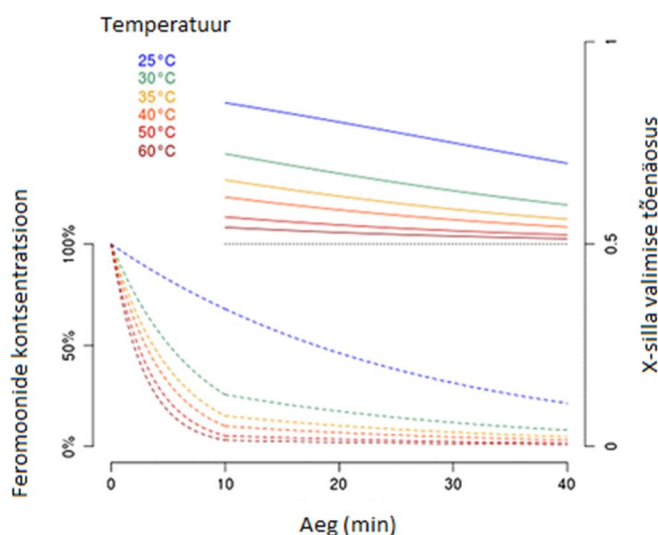
Signaali tähendus määrab, kas multimodaalne kanalite vahetus saab toimuda. Kui kanali vahetuse käigus muutub signaali tugevus või struktuur ehk selle tähendus, siis kanali vahetusest ei ole kasu (Partan, 2017). Ríos-Chelén *et al.* (2015) jälgisid liiklusringis turpiallaste sugukonda kuuluva linnuliigi *Agelaius phoeniceus* laulu- ja paarumiskäitumist. Nad eeldasid, et silmatorkav paarumiskäitumine muutub intensiivsemaks, kuna müra pärsib akustiliste signaalide levimist, kuid käitumine ei muutunud, muutus aga lindude laul. Põhjuseks toodi asjaolu, et paarumiskäitumise intensiivistumise korral võib signaali mõte kaduma minna, sest liigne jõulisus viitab argessiivsusele. Kanali vahetusest pole kasu ka olukorras, kus mõlemad meeleeelundid lasevad läbi vaid vajaliku teavet (Partan, 2017). Hiljutised uuringud on aga näidanud, et spetsiifiline teave on isegi levinum, kui teabe üleküllus. Et häiritud keskkonnas meeleeelundite vahetamise kohta esinevad vaid üksikud näited, võib arvata, et see ei ole loomade seas tavapärane praktika. Organismidel, kes kasutavad suhtluseks visuaalseid ja keemilisi signaale, on raskem kohaneda muutuva keskkonnaga, kuna visuaalsed ja keemilised kanalid sisaldavad spetsiifilist teavet, mis muudab meeleeelundite vahetamise kasutuks (Partan, 2017).

## 2. Kliimamuutusega kaasnevad probleemid

### 2.1 Temperatuuritõus

Organismi füsioloogiline vastus temperatuurile mõjutab tema kohasust, mis omakorda võib muuta populatsioone, kooslusi ja ökosüsteeme (Dell *et al.*, 2014). Keskkonnamuutuste tuvastamiseks kasutatakse närvisüsteemi ja meeleelundeid, seega sõltub endokriinsüsteemi toimimine ja organismi käitumine suuresti närvisüsteemi vastusest ümbritsevatele (Wingfield, 2008). Temperatuuritõus võib otseselt ja kaudselt mõjutada meeleorganite tööd ja kognitiivset võimekust (O'Donnell, 2018). Näiteks segab soojenemine monarhliblike (*Danaus plexippus*) suunataju, mistõttu kipuvad kevadised rändajad lendama vales suunas (Guerra & Reppert, 2015). Veekeskkonnas tekitavad madalate troofiliste tasemete tarbijad planktonit süües orgaanilisi ühendeid, mida kõrgemal astmel asuvad kiskjad kasutavad saagi leidmiseks (Savoca & Nevitt, 2014). Kliimamuutuse tagajärjel soojenev ookeanivesi mõjutab nende orgaaniliste ühendite kontsentratsiooni, mistõttu väheneb kiskja võimalus tuvastada saaki (Bartual & Ortega, 2013).

Kliimamuutuse mõju on suurim keemiliselt levivatele signaalidele (ja teatud määral ka akustilisele suhtlusele), mille korral temperatuur, tuul ja õhuniiskus mõjutavad feromoonide lenduvust (Partan, 2016). Oudenhove *et al.* (2011) testisid laboritingimustes



**Joonis 4.** Feromoonide lagunemise mõju sipelgate käiguradade valimisele. Alumisel graafikul on kujutatud feromoonide kontsentratsiooni püsivust ajas ning selle otsest mõju käiguraja valimisele ülemisel graafikul. X-sild kujutab katses feromoonidega märgistatud rada (van Oudenhove *et al.*, 2011)

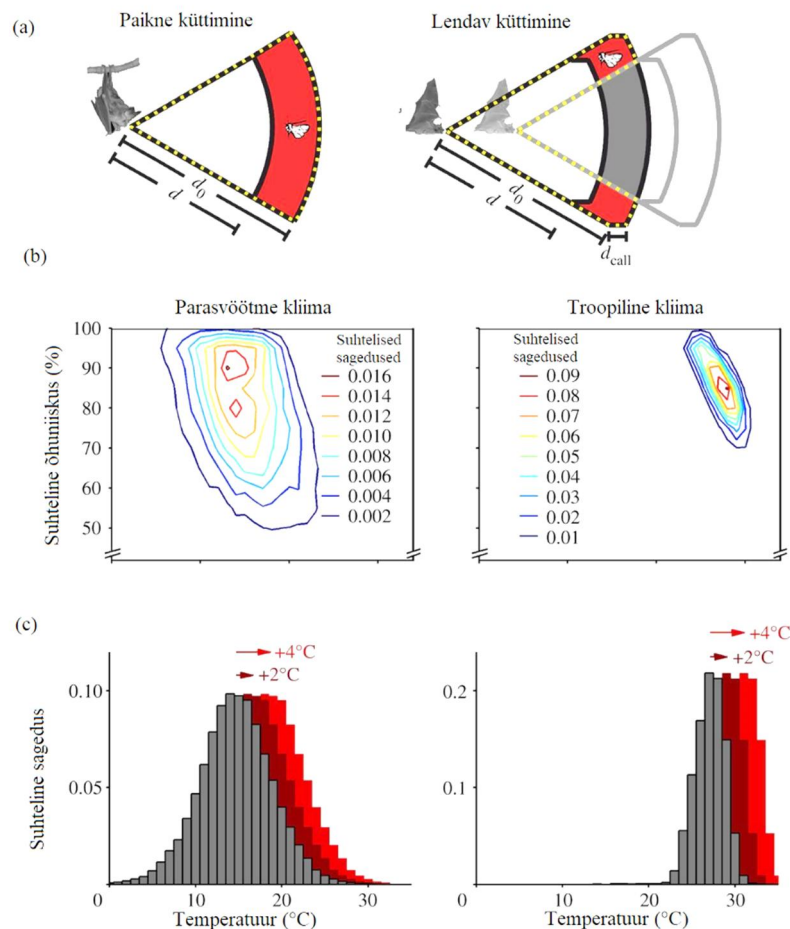
sipelgate (*Tapinoma nigerrimum*) käiguradadel feromoonide püsivuse sõltuvust temperatuurist ning avastasid, et temperatuuri tõustes kiireneb feromoonide lagunemine, mistõttu ei ole rajad nii püsivad kui jahedas (**Joonis 4**). Samuti vähendab kõrge temperatuur ( $> 30^{\circ}\text{C}$ ) sipelgate toitumiskäitumist, sõltumata nende päevastest ja hooajalistest rütmidest. Huvitav on veel fakt, et erinevates elupaikades elavatel sipelgatel on erinev soojataluvus, mistõttu kõrged temperatuurid mõjutavad sipelgaliike erinevalt (Partan, 2016).

Tuule mõju keemilistele signaalide levikule ilmestab Lawson *et al.* (2017) katse, kus uuriti lillede värvuse mõju mesilastele oludes, kus keemilisi signaale ei olnud tugeva tuule või keemiliste ühendite tõttu võimalik tuvastada. Selgus, et väetised ja tuulehood mõjuvad mesilaste korjekäitumisel kasutatavatele keemilistele signaalidele negatiivselt ja mesilased kasutavad sel juhul taimede leidmiseks visuaalseid signaale. Keemiliste signaalide levikut ja tuvastamist mõjutavad ka perioodilised kuumalained, mis põhjustavad loomadele äärmuslikku kuumastressi (Coomes *et al.*, 2018). Kuumas tarbib värvuline valgevadavilbas (*Turdoides bicolor*) vähem toitu, kuid toitumisele kuluv aeg on sama kui jahedamatel temperatuuridel (Plessis *et al.*, 2012). Luther & Danner (2016) näitasid aga, et kuumus vähendab isaste laulusidrikute (*Melospiza melodia*) laulmissagedust ning emaste võimet eristada isaste laulu. Normaalsel temperatuuridel hindasid sebra-amadiinide (*Taeniopygia guttata*) emased kõrgemalt oma liigi isaste laulu, keskmisest soojemates oludes ei eristanud aga emased enam oma ja võõra liigi isaste laule (Coomes *et al.*, 2018). Suutmatus eristada isaste sugulisele valikule alluvaid tunnuseid võib viia paarumiseni alamliikide või valede liikidega (Pfennig, 1998).

Lisaks keemilise signaaliseerimise häirimisele segab kliimamuutus ka loomade akustilist suhtlust, muutes signaalide edasikandumist ja tajumist nii õhus kui vees. Helide edasikandumine sõltub signaali neeldumisest, mis omakorda sõltub temperatuurist, õhuniiskusest ja helisagedusest (Snell-Rood, 2012). Geograafiliselt erinevad temperatuurid ja õhurõhkude muutused põhjustavad tuulekiiruse tõusu koos temperatuuriga (Partan, 2016). Tuul mõjutab otseselt helisignaalide levikut ning paljud liigid ootavad suhtlemiseks tuulevaikseid hetki, näiteks aafrika elevant (*Loxodonta africana*) ning mitmed putukad, kes kasutavad suhtlemiseks vibratsioone (Hayes & Huntly, 2005; Garstang *et al.*, 2005; McNett *et al.*, 2010). Kliimamuutuse mõju akustilistele signaalidele on lihtne uurida laboris kaladel; siiski tuleb arvestada, et hääliitsuste aktiivsus varieerub sesoonselt, päevade ja kuufaaside lõikes. Samuti puuduvad laboris kalu mõjutavad biootilised ja abiootilised



faktorid, mis esinevad looduses. Keskkonna temperatuur vähendab ektotermide võimet tuvastada heli ja kasutada akustilisi signaale (Ladich, 2018). Kaladel on mitmesuguseid helitekitamise mehhanisme ja sõltuvalt olukorrast on nad võimelised tekitama erinevaid helisid, näiteks territooriumi kaitsmiseks, paaritumiseks või kaitseks kiskja rünnaku vastu (Fine & Parmentier, 2015; Ladich, 2014). Helide parameetrid, näiteks pulseeriv sagedus ja hääliitsuse pikkus, sõltuvad organismi kehatemperatuurist (Gerhardt & Huber, 2002). Näiteks teeb *Platydoras armatulus* 30°C juures käes hoides rohkem stressihääliitsusi kui 22°C juures (Papes & Ladich, 2011).



**Joonis 5.** Saagi tuvastamine erinevates kliimatingimustes. Kõrge temperatuur muudab heli sumbumist õhus. (a)  $d_0$  – maksimum saagi tuvastamise distant;  $d$  – maksimum saagi tuvastamise distant tulevikus, peale kliimamuutust. Punane ala tähistab tuvastamise tugevuse muutust ( $V_0$ ). (b) Saksamaal ja Malaisias, kui parasvöötmes ja troopikas, kasutatud sagedused toitumiseks. (c) Hall ala illustreerib tänapäevast temperatuuri, ning punased alad vastavalt +2°C ja +4°C (Luo et al., 2014).

Temperatuur mõjutab ka teisi organismi tunnuseid, mis panevad aluse, kas liigi või kogu populatsiooni edukusele. Näiteks nahkhiirte jahipidamise edukuse tagab kajalokatsioon, mida kasutatakse keskkonna tajumiseks ja saagi tuvastamiseks. Lisaks otsestele efektidele

mõjutab temperatuur teatud kalaliike ka kaudselt, muutes isendite elupaiku vähem sobilikuks, nagu näiteks kalad, kes peavad hakkama saama pleekinud korallide vahel.

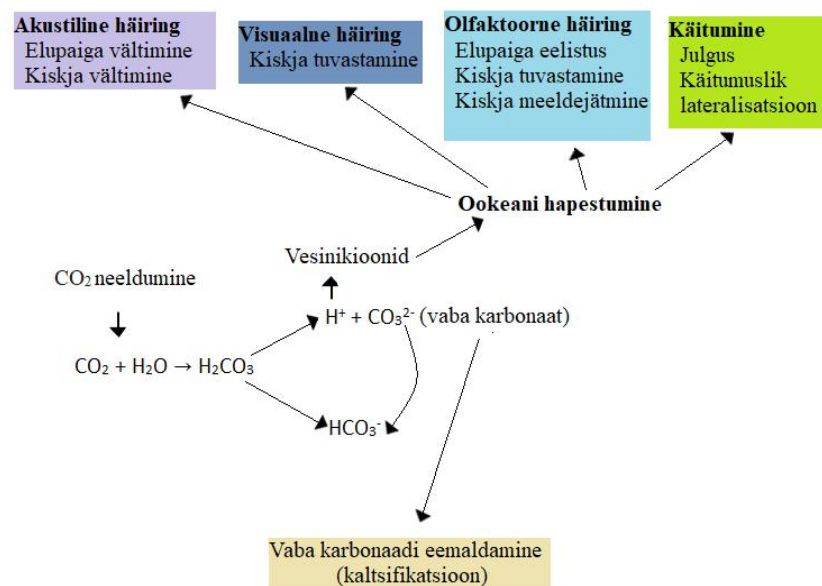
Nahkhiired on imetajate seas peale närilisi liigirikkuselt teisel kohal ning nad on levinud üle kogu maailma, v.a Antarktika. Keskkonna tajumiseks kasutavad paljud neist kajalokatsiooni, mille käigus tekib arusaam ümbritsevast keskkonnast läbi ultrahelilaine peegelduste (Luo *et al.*, 2014). Kajalokatsiooni tööraadius on piiratud, sest teatud distantilt ultralühilaine tagasi ei peegeldu. Lisaks väljasaadetud laine tugevusele sõltub nahkhiirte kajalokatsiooni tõhusus ka keskkonna temperatuurist ja õhuniiskusest, mis võivad laineid summutada (Stilz & Schnitzler, 2012). Kui temperatuuri tõus suurendab ultraheli sumbumist õhus, siis nahkhiirte saagi tuvastamise tõhusus langeb, sest kahaneb otsinguala raadius (**Joonis 5**) (Luo *et al.*, 2014). Luo *et al.* (2014) said nahkhiirte toitumist uurides teada, et erinevatel liikidel toimub sarnane muutus – temperatuuri tõustes, tõuseb saagi tuvastamine madalatel sagedustel ja väheneb kõrgetel sagedustel. Seega, sõltuvalt väljakujunenud mustrist ning liigile iseloomulikust ultraheli sagedusest, võimendab globaalne soojenemine osadel nahkhiireliikidel saagi tuvastamist, teistel aga vähendab. Kõrgem temperatuur mõjutab eelkõige parasvöötmes elavaid nahkhiiri, kus saagi tuvastamise tõenäosus suureneb sõltuvalt liigile omasest lainesagedusest kuni 14% ja langeb 21%; troopilises kliimas tõuseb saagi tuvastamine kuni 16%-ni ja väheneb osadel liikidel kuni 10%-ni. Vastusena saagi tabamise langusele alandavad nahkhiired oma kajalokatsiooni sagedust (Luo *et al.*, 2014).

Migratsiooni ajastamine sõltub suurel määral ümbritsevast temperatuurist. Kliimamuutuse mõju tekitab isenditel erinevaid käitumuslikke vastuseid – isendid võivad häiritud keskkonnast eemalduda või läbida plastilisi ning geneetilisi muutuseid. Migratsioon sõltub kliimast ning selle ajastamine allub kindlatele ilmastikutingimustele, näiteks vihmale või temperatuurile. Soojenemine on muutnud paljude organismide fenoloogiat, näiteks taimede õitsemisaega, lindude paaritumist ja migratsiooni ning imetajate talveune kestust (Parmesan, 2006). Sellised muutused isendite fenoloogias ei pruugi kooskõlas olla ümbritseva keskkonna muutustega. Näiteks võib kõrgem temperatuur muuta kiskja fenoloogiat, kuid tema saaklooma oma mitte, tekitades nihke troofilistes tasemetes (Visser & Both, 2005). Lindude seas on temperatuuritõus tekitanud ajalise nihke lindude pesitsusaja ja järglaste toidu saadavuse vahel (Senner, et al., 2016).

Kõrge temperatuur mõjub erinevalt endo- ja ektotermilistele organismidele. Rände ajastamine on oluline nii lindude kui ka lõheliste kohasusele, kuid temperatuuri mõju neile on erinev. Lindude ja teiste endotermide ellujäämus ja järglaste saamine pole otseselt mõjutatud ümbritsevast temperatuurist, vaid kaudselt läbi saagi fenoloogia ja arvukuse. Lõheliste ja teiste ektotermide ellujäämus ja järglaste saamine sõltub otseselt ümbritsevast temperatuurist (Gienapp, 2012). Võib väita, et ümbritsev temperatuur on lindudele vihjeks, samal ajal kui kaladele võib see olla nii vihje kui ka selektiivne faktor (Hodgson *et al.*, 2006). Mereorganismide migratsiooni mõjutavad hoovuste muutused, mis on samuti tingitud globaalsest temperatuuritõusust (Lohmann *et al.*, 2008). Kõrgem temperatuur ja reostus mõjutavad keemiliste signaalide levikut veekeskkonnas, mis takistab näiteks kaladel navigeerimist nende sünnijõgede suunas (Dittman & Quinn, 1996).

## 2.2 Veekogude hapestumine

Lisaks globaalselt tõusevale CO<sub>2</sub> tasemele, mis põhjustab ookeanides temperatuuri tõusu, neeldub ookeanis 30% ulatuses CO<sub>2</sub>, mis merevees lahustudes muudab ookeanid happelisemaks (Borges *et al.*, 2019). Ookeanide hapestumise üheks peamiseks põhjuseks on fossiilkütuste põletamine, mille tagajärjel eralduv CO<sub>2</sub> ladestub ookeanivette, ning reageerides veega moodustab süsihappe (**Joonis 6**). Hapestumine kahjustab mereorganismide üldiseid kognitiivseid võimeid ja meeleanorganite normaalset



**Joonis 6.** Hapestumise keemiline protsess. Atmosfääris ringlev CO<sub>2</sub> neeldub ookeanis ja kokkupuutel veega tekib süsihape. Süsihape laguneb bikarbonaadiks ja vesinikioonideks. Vesinikioonid reageerivad ookeanis vabade karbonaatidega, moodustades vesinikkarbonaate ning vähendades vaba karbonaadi hulka, mis on vajalik lubikodade moodustamiseks ja korallide kasvamiseks (Kelley *et al.*, 2018).

funktsioneerimist (Munday et al., 2014). Paljud uuringud käsitlevad häiringute üksikmõju teatud liikidele või populatsioonidele, kuid oleks vaja globaalset lähenemist, mis võtaks kokku kogu antropogeense mõju mere ökosüsteemile. Näiteks on palju uuritud selgroogseid, kuid väga vähe teavet leidub ookeanide ja mageveekogude selgrootute kohta. Samuti oleks oluline uurida, kuidas hapestumine mõjub erinevatel sügavustel elutsevatele organismidele.

Kõige rohkem räägitakse veekogude hapestumise korral ookeanide hapestumisest ja selle mõjust mereliikidele. Munday *et al.* (2009) oli üks esimesi, kes tõestas, et ookeanide hapestumise tõttu halveneb kalade elupaiga valik lõhnasignaali abil. Võrreldes signaalidega, mis olid pärit ärritavate antropogeensete õlidega taimestikust, eelistas kontrollitud tingimustes (praegune ookeani pH on 8,15) kloun-meriirisahe (*Amphiprion percula*) elupaiga valimisel lähikonna troopilise taimestiku signaale. Hapestunud oludes (pH 7,8) kasvanud maimude eelistus troopilise taimestiku elupaikade osas vähenes ja suurenes eelistus ärritava taimestikuga elupaikadele. Elektronmikroskoopiline uuring näitas, et hapestumine ei mõjutanud haistmisepiteeli struktuuri, seega olid muutused käitumises tingitud keemiliste signaalide pärsitud edasikandumisest haistmisretseptoritelt (Munday *et al.*, 2009b). Tehistingimustes, hapestumise mõjusid uurivate eksperimentide käigus on teada saadud, et kloun-meriirisahe maimude võime vältida kisklust langeb, kuna nad ei ole võimelised tuvastama kiskja keemilisi signaale. Vastsündinud kalad ja elupaiga leidnud noorkalad suudavad eristada kiskja eritatud keemilisi signaale ohutute kalade omadest, kuid happeline vesi ohustab just elupaiku otsivaid kalamaime, kuna mõjub nende haistmismeelele kõige tugevamalt (Dixon *et al.*, 2010). Munday *et al.* (2010) näitas, et olfaktoormeel nõrgenemine mõjutas tugevalt kalade kohasust. *Pomacentrus wardi* maimudel, keda hoiti 4 päeva kõrgeenenud kontsentratsiooniga CO<sub>2</sub> keskkonnas (850 ppm), oli 5–9 korda suurem suremus, kui kontrolltingimustes (390 ppm) hoitud maimudel.

Hapestumine ei mõjuta ainult ookeane vaid ka mageveekogusid, segades mageveekaladel oluliste alarmisignaali (ingl. *alarm cue*) tuvastamist kiskjate vältimiseks (Kelley *et al.*, 2018). Alarmisignaale põhjustavad molekulid, mis erituvad keskkonda epidermise pealmistest kihtidest isendi vigastuse korral. Seega vabanevad need ühendid/signaalid rünnaku korral ja annavad teistele kaladele parema võimaluse põgeneda kiskja käest (Brown, 2003). Kalade haistmis- ehk olfaktoormeel on äärmiselt tundlik keemilistele signaalidele, mille abil kohandatakse grupikäitumist, rännet, paaritumist, välditakse kiskjaid ja tuvastatakse liigikaaslast (Kelley *et al.*, 2018). Happelises keskkonnas kaotab

näitaks gorbuaša (*Oncorhynchus gorboscha*) lõhnataju ja seega ei reageeri alarmisignaalidele ega tavalistele lõhnadele (aminohapped) sõltumata sellest, kas vee kõrge happelisus on püsiv või kõikuv. Lisaks lõhnataju kadumisele, pidurdus happelises keskkonnas gorbuaša kasv ja vähenes põgenemiskäitumine (Ou *et al.*, 2015). Mageveekogude hapestumine võib põhjustada lühiajalist ja pöörduvat haistmistundlikkuse vähenemist, alarmisignaalide lagunemist või mõlema efekti koosinemist, viidates, et mõlemad mõjud on põhjustatud keskkonnast mitte organismi füsioloogiast (Leduc *et al.*, 2009). Näiteks väheneb happelises vees (pH 6,0–6,1) tüseda tõmpnina (*Pimephales promelas*), ameerika vereveibiku (*Phoxinus neogaeus*), hariliku päikeseahvena (*Lepomis gibbosus*), vikerforelli (*Oncorhynchus mykiss*) ja ameerika paalia (*Salvelinus fontinalis*) võime tuvastada keemilisi signaale ja neile vastata (Brown *et al.*, 2002). Isegi kergelt happelised olud muudavad kalade võimet tuvastada lõhnasignaale. Tüseda tõmpnina epidermise pH kerge langetamine pärssis ümbritsevate kalade võimet tuvastada alarmisignaale, mis viitab sellele, et happelisuse korral kahjustub pigem alarm-molekuli struktuur kui isendite meeleorganid (Brown, 2003).

Eriti tundlik vee hapestumise osas on kalamaimude lõhnataju. Haistmine on maimudele oluline elupaiga valikuks, sest võimaldab tuvastada sobivat elupaika isegi siis, kui see on nägemisulatusest väljas. Samuti on haistmine oluline eristamiseks kiskjate lõhna ohutute liikide omast, kuid happeline keskkond tekitab kalamaimudel vastupidise reaktsiooni muutes kiskja lõhna ligitõmbavaks (Tierney *et al.*, 2010). Sõltuvalt liigist võib maimude elupaik jääda terve elu jooksul samaks või olla ajutine, kuni kala saavutab suguküpsuse. Siiski on oluline, et kalamaimud leiaks kiirelt turvalise elupaiga, kuna avavees on kisklusoht suur (Siebeck *et al.*, 2015). Klounkalade (*Amphiprion*) noorjärgud ei ole võimelised madala pH-taseme korral eristama oma algset elupaika ümbritsevast. Isegi, kui kalamaimud jõudsid elupaika tagasi, polnud nad võimelised eristama oma vanemaid, mille tagajärjel võib populatsioonis tekkida *inbreeding* (Munday *et al.*, 2009b).

Hapestumine mõjutab ka kalade õppimisvõimet. Katsed magevee ja mere kalaliikidega näitasid, et hoides kalu happelistes tingimustes ning eksponeerdes neile tundmatu kiskja lõhna koos alarmisignaalidega, ei suutnud kalad signaale seostada ohuga (Ferrari *et al.*, 2012a). Vikerforelli (*Oncorhynchus mykiss*) noorkala suutis sõltumata vee pH-st tuvastada tundmatu kiskja lõhnasignaale, kuid ohu ja kiskja lõhna seos püsis vaid seni, kuni pH tase õppimise ja signaali ilmutumise vahel püsis muutumatuna. Looduslikult muutub jõgede pH vihmaga, mille tagajärjel kaob vikerforellil seos kiskja lõhna ja ohu vahel (Smith *et al.*,

2008). Ookeanide hapestumine kahjustab ka riskide visuaalset hindamist. Ferrari *et al.* (2012b) näitasid, et keskkonna kõrge CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni korral ei reageeri amboni riffkala (*Pomacentrus amboinensis*) kiskja visuaalsetele signaalidele. Chung *et al.* (2014) tehtud uuringust selgus, et kõrge CO<sub>2</sub> tase kahjustab kalade võimet tuvastada liikuvaid stiimuleid, mis on vajalikud kiskja tuvastamiseks.

Kõrge CO<sub>2</sub>-tase veekogudes kahjustab otseselt kalade kuulmist ning muudab luukalade anatoomiat. Luukalad (*Osteichthyes*) tajuvad heli sisekõrva abil, mis sisaldab tihedaid karbonaatseid kuulmeluid, otoliide. Otoliidid on väga tundlikud vee hapestumisele, sest koosnevad valdavalt karbonaatsetest ühenditest (Tohse *et al.*, 2004). Hapestumine mõjutab kalaliikide otoliite erinevalt – kõrge CO<sub>2</sub>-tase kas suurendab, vähendab või ei mõjuta üldse otoliite, mis liigist sõltuvalt mõjutab isendi kuulmisvõimet (Kelley *et al.*, 2018). Bignami *et al.* (2013a) koostatud simulatsioon näitab, et hapestumise tagajärjel suurenenud otoliidid mõjutavad seersantkala (*R. canadum*) kuulmist mitmes aspektis – kuulmisraadius suureneb 50% võrra, mis on kasulik signaalide tuvastamiseks, kuid samas tõuseb tundlikkus taustamüra intensiivsusele, mis võib maskeerida isendi jaoks olulisi signaale. Korallriffe asustavad kalamaimud kasutavad elupaiga leidmiseks riffidelt pärit akustilisi signaale. Ookeani hapestumine segab maimudel nende signaalide järgi orienteerumist (Kelley *et al.*, 2018). Näiteks kaob happelises vees kloun-meriroosahvena maimude võime orienteeruda riffi suunas, mis suurendab kisklusriski (Simpson *et al.*, 2011). Samuti ei reageeri barramundi (*Lates calcarifer*) ja jaapani hõbekotkaskala (*Argyrosomus japonicus*) maimud madala pH korral riffihäälte lindistustele, samas kui kontrolltingimustes kasvanud maimudele oli lindistus ligitõmbav (Rossi *et al.*, 2016b). Ookeanide hapestumine mõjutab ka euroopa angerjate (*Anguilla anguilla*) orientatsiooni, suurendades ükskõiksust jõe asukoha vihjete osas ning vähendades migreeruvate isendite arvu (Borges *et al.*, 2019).

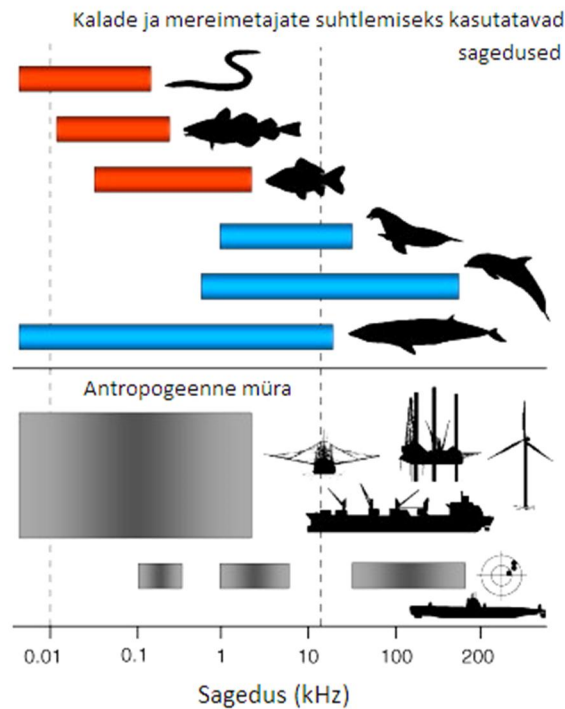
Lisaks luukaladele kahjustab ookeanide soojenemine ja hapestumine ka kõhrkalade metabolismi, ellujäämist ja arvukust. Pruunivöödilise bambushai (*Chiloscyllium punctatum*) embrüote suremus oli 0%, olenemata CO<sub>2</sub> tasemest, kuid temperatuuri ja vee happelisuse hulgast hakkasid vastsündinute seisundis ilmneva erinevused. Ümbritsevate keskkonnamuutustega kohanemisel vähenes 30. päevaks poegade ellujäämus 44% (Rosa *et al.*, 2014). Hapestumine kahjustab hailaadsete meeleorganitest kõige rohkem haistmist, mistõttu olid haid aeglasemad ja edutumad saagi leidmisel. Vähenenud lõhnataju sunnib haisid kulutama rohkem energiat saagi otsimisele ning suurendab teatud hailiikide tõenäosust sattuda ise saakloomaks. Kõrgem CO<sub>2</sub> tase muudab öiste liikide liikumist, nagu näiteks hariliku koerhai (*Scyliorhinus canicula*) ujumismustrit (Pistevos *et al.*, 2015).

### 3. Linnastumisega kaasnevad probleemid

#### 3.1 Müra

Antropogeenset müra peetakse probleemiks, kuna see kattub suures osas loomade omavahelises suhtluses kasutatava helisagedusega (Barber *et al.*, 2009). Antropogeenne müra on suurema energiaga madalatel sagedustel. On teada, et madalasagedusliku lauluga lindude arvukus mürarikastes piirkondades on väike (Radford *et al.*, 2014). Müra tõttu väheneb isendi kohasus, kuna märkamata võivad jääda olulised signaalid. Näiteks ei pruugi mürarikas keskkonnas isendid tuvastada kiskja helisignaale või väheneb sigimisedu, kuna isend ei ole võimeline eristama rivaale partneritest (Lowry *et al.*, 2012; Halfwerk *et al.*, 2011).

Antropogeenne müra on sagedasem ja suurema amplituudiga looduskeskkonnas levivatest helidest (Barber *et al.*, 2009). Inimese muudetud looduslik helimaastik võib põhjustada populatsioonide killustumist, kahanemist ja elupaiga kitsenemist. Antropogeenne müra piirab loomade vahelist suhtlust, pärssides signaali levikut ja teabe edastust saatja ja vastuvõtja vahel (Read *et al.*, 2014). Akustilise suhtluse käigus edastatakse signaal, mis sisaldab kindlat teavet ning vastuvõtja reageerib vastavalt signaalile (Bradbury & Vehrencamp, 2011). Heli tuvastamise tõenäosust aitab tõsta signaali võimendamine, korrates signaali või suurendades helitugevust (Radford *et al.*, 2014). Lihtsaim viis antropogeense müra mõju vähendamiseks on sellest eemalduda, kuid alati ei ole see võimalik. Näiteks domineerivad ookeanidel sõitvad madalasageduslikku müra tekitavad kaubalaevad liikide üle, kes kasutavad suhtluseks madalaid sagedusi (Wright *et al.*, 2007). Samuti pole põgenemine võimalik oludes, kus kogu piirkond on mürarikas, näiteks sadamad ja suudmealad, või kui levik on piiratud isendi vajadustega (Radford *et al.*, 2014). Helidega suhtlemine on mereorganismidele oluline, kuna sügavuse suurenedes kaob võimalus suhelda visuaalsete signaalide abil. Veealune helimaastik annab liikidele olulisi vihjeid orientatsiooni, migratsiooni, kiskluse ja sobivate paariliste kohta (**Joonis 7**) (Kelley *et al.*, 2018).



**Joonis 7.** Kalade ja mereimetajate kuulmisulatus. Vertikaalsed katkendjooned kujutavad inimese kuulmisulatust õhus. Liigid jaotuvad ülevalt alla: euroopa angerjas (*Anguilla anguilla*), atlandi tursk (*Gadus morhua*), kuldkala (*Carassius auratus*), kalifornia merilõvi (*Zalophus californianus*), afaliin (*Tursiops truncatus*) ja heeringvaal (*Balaenoptera physalus*). Antropogeense müra alumised blokid kujutavad madala-, keskmise-, ja kõrgsageduslike sonarite kasutamist (Slabbekoorn *et al.*, 2010).

Antropogeense müraga aitab toime tulla häälightsuste muutmine. Mürarikas keskkond põhjustab liikidel Lombardi efekti, mille korral organismid tõstavad vokalisatsiooni taset, et olla üle müra (Brumm & Zollinger, 2011). Mitmed katsed on näidanud, et paljud vaala-, konna-, ja linnuliigid kasutavad akustiliste signaalide ajutist kohandamist vastavalt mürale (Radford *et al.*, 2014). Kalad erinevad maismaaorganismidest laiaulatusliku kuulmisvõime poolest, mis on tingitud kõrva ehituse iseärasustest ja ujumispõiest. Enamik kalu on võimelised tuvastama helisid, mis jäävad allapoole 50 Hz-i ning ulatuvad kuni 1500 Hz-i; enamik inimese poolt tekitatud helisid jäävad 1000 Hz-i vahemikku (Popper & Schilt, 2008). Sõltuvalt liigi kuulmistundlikkusest, võivad osad kalad tugevate müraallikate lähistel viga saada ning isegi surra (Halvorsen *et al.*, 2012). Teatud müraallikad võivad põhjustada ajutist kuulmislangust ning tõsta stressihormoonide taset organismis (Wysocki *et al.*, 2007). Loomad võivad helisignaali tajumist parandada pealiigutuste abil, kuna ühte kõrva jõuab heli kiiremini ja on tugevam, kui heliallikast kaugemale jäävas kõrvas (Rosa & Koper, 2018).

Antropogeenne müra maskeerib eluks olulisi signaale, muutes isendi normaalset käitumist (Radford *et al.*, 2014). Signaali maskeerimise korral segab taustamüra signaali kodeerimist, sest on signaaliga samasageduslik ja vähendab selle tugevust (Kelley *et al.*, 2018). Näiteks suureneb mõõk- (*Orcinus orca*) ja valgevaalade (*Delphinapterus leucas*) akustiliste signaalide amplituud laevamüra lähistel (Holt *et al.*, 2011). Kalamaimude elupaiga leidmist



riffidel segavad mootorpaadi hääled, ning laevamüra lindistused suurendasid tavaliste rannakrabide (*Carcinus maenus*) riski jääda nälga või sattuda kiskja ohvriks (Holles *et al.*, 2013; Wale *et al.*, 2013). Samuti mõjutab müra käitumist läbi teiste meeleelundite, näiteks muudab harilik seepia (*Sepia officinalis*) mürarikkas keskkonnas oma visuaalseid signaale, muutes müra tõttu kehavärvust (Kunc *et al.*, 2014). Lindudel tõstab signaali maskeerimine helituvastamise lävendit vähemalt 25 dB-i võrra, mis omakorda vähendab signaali tuvastamise distantssi (Moore, 2012). Viirpapagoidega (*Melopsittacus undulatus*) ja sebraamadiinidega (*Taeniopygia guttata*) läbiviidud katsed näitasid, et mõlema liigi heli tuvastamislävend tõuseb 3,29 dB-i võrra, et eristada kutsehüüdu mürarikkas keskkonnas (Lohr *et al.*, 2003). Füsioloogiliselt tekitab helisignaal imetajatel mehaanilise vastuse basilaarmembraanis ning roomajatel ja lindudel *papillas*, mis mõlemad asuvad teos ehk sisekõrva luukanalis (Dooling *et al.*, 2000). Signaali tuvastamise korral käivitub füsioloogiline rada, kus mehaanilise stiimuli korral avanevadioonkanalid, depolariseeruvad rakud ja mehaaniline stiimul muutub närviimpulsiks. Maskeerimise korral ei tuvastata mehaanilist signaali ning rada ei saa käivituda (Rosa & Koper, 2018).

Sõltuvalt ümbritsevast keskkonnast ja helisignaali komponentidest võib osaline signaali maskeerimine anda erinevaid tulemusi (Rosa & Koper, 2018). Kui iga komponent sisaldab eraldiseisvat teavet või sisu luuakse komponentide liitumise käigus, siis võib osaline maskeerimine vähendada teabe ülekandumist. Samas, kui komponendid sisaldavad üleliigset teavet vältimaks kodeerimisvigu, on signaali ülekandumine antropogeensete häiringute korral kindlam (Bro-Jørgensen, 2010). Lisaks energeetilisele maskeerimisele esineb ka teabe maskeerimine, mille korral signaal on energeetiliselt taustamürast tuvastatav, kuid vastuvõtja ei ole võimeline eristama signaali ebaolulisest teabest (Brungart, 2005). Sarnaselt energeetilisele maskeerimisele võib teabe maskeerimine vähendada signaalide tuvastamist ja eristamist, kuid mitte madala signaali-müra suhte või samal sagedusel esinemise tõttu (Rosa & Koper, 2018). Teabe maskeerimine saab esineda, kuna võrreldes meeleorganite poolt kogutava teabe hulgaga on ajus teabe töötlemine piiratud (Dukas, 2004). Töötlemine aeglustub, kui aju peab töötleva ka ebaolulisi signaale ning eristama neid olulistest. Erinevalt energeetilisest maskeerimisest mõjutab teabe maskeerimine ruumiliselt suuremat ala (Beaman, 2005).

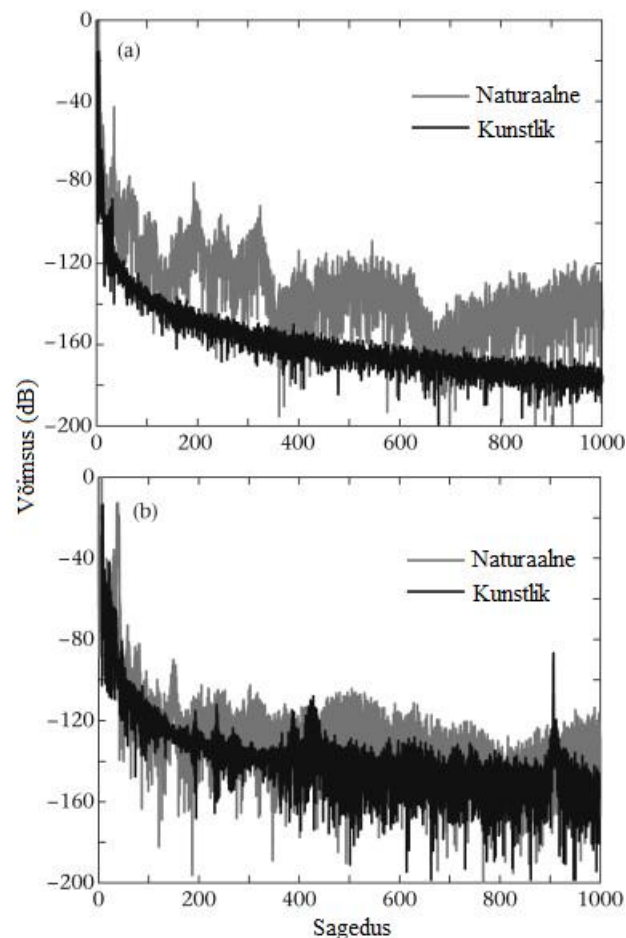
Müra takistab keskkonnas signaalide levimist, mille tõttu on raskendatud saagi püüdmine või kiskja tuvastamine. Sellisel juhul toetutakse multimodaalsetele signaalidele. Kiskjad, nagu nahkhiired ja öökullid, on kohastunud saaki jahtima helisignaalide järgi, seega

mõjutab müra nende jahiedukust (Ware *et al.*, 2015). Kuna saagi jahtimisel ei aita samad võtted, mis kommunikatsioonis (häälotsuse tugevdamine), siis kasutavad kiskjad mitme meelega koostöö tulemusel saadud teavet (Hebets *et al.*, 2016). Müra maskeeriv toime pikendab nahkhiirte ründe latentsusaega, kuid nad lühendavad seda toetudes multimodaalsetele signaalidele ehk kasutavad jahipidamisel nii akustilisi kui ka visuaalseid signaale (Gomes *et al.*, 2016). Häiring ühes meelega organis võib kahjustada teise meelega tööd, näiteks segab müra loomadel visuaalsete ülesannete täitmist, juhtides nende tähelepanu kõrvale (Chan *et al.*, 2010). Müra ristmodaalne mõju võib muuta sugulist valikut liikidel, kes toetuvad paarilise valikul visuaalsetele signaalidele. Samuti muudab müra kiskja ja saakloomade vahelist suhet. Valju müra korral vahetab harilik seepia (*Sepia officinalis*) sagedamini värvi, ujub rohkem ja tõstab sagedamini esimesi kombitsaid kui vaikes keskkonnas (Kunc *et al.*, 2014). Kõik see viitab seepia suurenenud stressitasemele, sest mürarikas keskkonnas suurendab värvi vahetamine kisklusohtu (Langridge, 2009). Harilik seepia tajub vee liikumist pea epidermise ja kombitsate abil, mis seletab ka seda, miks sagenes kombitsate liigutamine mürarikas keskkonnas (Komak *et al.*, 2005).

Lüljalgsed, kuid ka mõned selgroogsed, kasutavad substraadi vibratsioone teabeallikana. Vibratsioon kätkeb liigisest teavet paaritumise, konkurentsi, sotsiaalsete suhete ning liikidevahelist teavet saagi ja kiskja tuvastamise kohta (Hill, 2009). Antropogeenne tegevus võib muuta vibratsiooni kahel viisil: a) tekitab uusi heliallikaid; b) loob uusi ja kunstlikke substraate. Liiklusmüra ja ehitus tekitavad substraadi madalasageduslikke vibratsioone, mis võivad varjutada lüljalgsete suhtluse. Lüljalgsed on laialt levinud ning paljud neist elavad urbaniseerunud piirkonnas, kus leidub tehisklikke substraate (nt metall ja klaas), millel levivad vibratsioonid teisiti kui naturaalsel substraadil (**Joonis 8**), (Wu & Elias, 2014).

Müra takistab organismidel kiskja tuvastamist ja suurendab valvsust, sest müra maskeerib kiskja tuvastamiseks olulisi akustilisi signaale. Paljud saakloomad uurivad ja märgistavad kiskjast mahajäänud signaale, näiteks väljaheiteid ja uriini. Need signaalid suurendavad saakloomade valvsust, vähendavad toitumiseks kuluvat aega ja muudavad elupaiga kasutust (Apfelbach *et al.*, 2005). Katse käigus asetati öö jooksul kiskja ja herbivoori väljaheited kääbusmangustide (*Helogale parvula*) pesa lähedusse ning uuriti käitumuslikke vastuseid loodusliku helitausta ja liiklusmüra lindistuste ajal. Müra korral võttis kääbusmangustidel väljaheitele lähenemine ja selle uurimine kauem aega. Loodusliku helimaastiku lindistuse ajal uurisid aga mangustid väljaheiteid julgemalt ning märgistasid

kiskja fekaalid; liiklusrüümu kuuldes sellist fekaalide eristamist ja märgistamist ei toimunud (Drake *et al.*, 2016). Kuna müra-rikas keskkonnas on häiritud kiskja tuvastamine helisignaalide abil, tuleb kääbusmangustidel toetuda rohkem nägemisele. Looduslikus helikeskkonnas suurendasid mangustid oma valvsust sõltuvalt väljaheite tüübist, kuid müra ajal polnud nad võimelised väljaheiteid eristama ning valvsustase oli sama nii kiskja kui ka herbivoori väljaheite puhul. Katsest selgus veel, et loodusliku helimaastiku lindistuse taustal, olles tuvastanud kiskja väljaheiteid, veetsid mangustid rohkem aega pesa juures; müra korral vastavat käitumist ei esinenud. Võimalik, et kiskja fekaalid ja liiklusrüümu on



**Joonis 8.** Vibratsiooni võimsus naturaalsel ja kunstlikul substraadil. Esimene joonis kujutab tuule poolt tekitatud vibratsioone ja teine joonis inimese poolt tekitatud vibratsioone (Wu & Elias, 2014).

juba üksinda piisavalt suur oht, et vältida kohest pesa juurest lahkumist, kuid nende kombinatsioon on veelgi stressirohkem. Stressiseisund võib tekitada isendil võitle-või-põgene olukorra, mille tagajärjel organism peab otsima uue elupaiga või taluma pidevat stressi, mille korral väheneb isendi kohasus (Drake *et al.*, 2016).

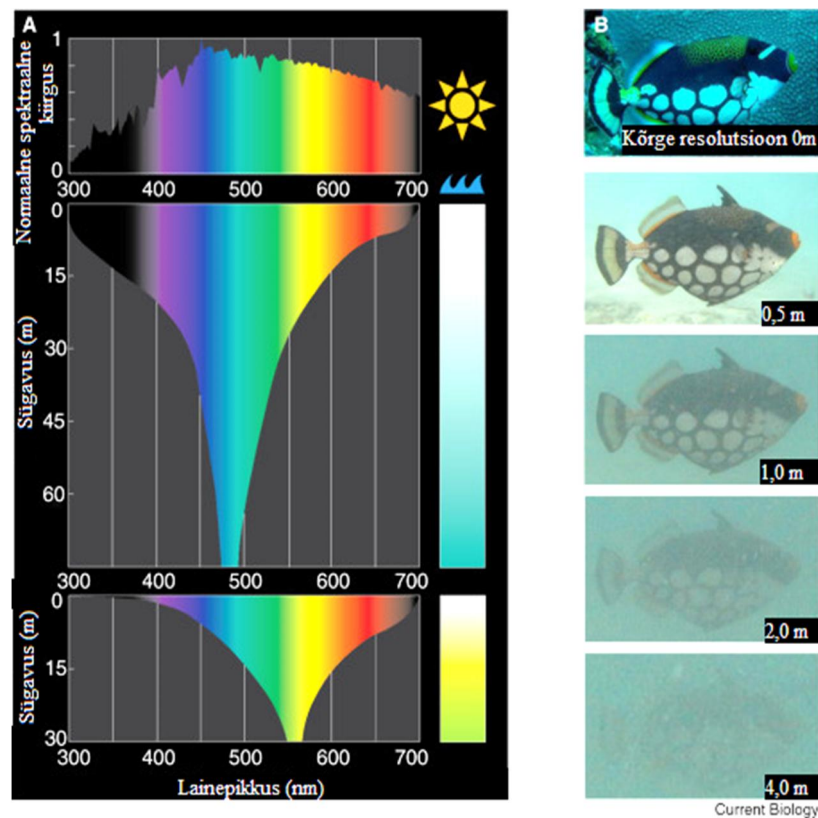
Ookeanide suurenenud müratasest seostatakse majanduse kasvuga, sest laevandus moodustab 90% riikidevahelisest kaubandusest (Kelley *et al.*, 2018). Merepõhja seismilised uurimised, laevandus, veealused plahvatused ja puurimised võivad tugevalt kahjustada kalade kuulumist ning muuta kõrva ja ujupõie ehitust (Leis *et al.*, 2011a). Sarnaselt teistele selgroogsetele, kasutavad kalad kõrva tasakaaluelundina, mis aitab neil orienteeruda, seega kahjustab tugev müra kalade tasakaalu (Siebeck *et al.*, 2015). Mitmetes uurimustes on magevee ja ookeani luukaladel peale tugevat heli täheldatud sisekõrva karvarakkude kahjustusi, kuulmislangust või rõhu kahjustusi (Smith & Monroe, 2016). Mitmetel kaheksajalaliikidel kahjustuvad tugeva heli korral kuulumiseks vajalikud statotsüstid, lisaks tekitab tugev müra mereimetajatel sisekõrva vigastusi ja põhjustab kuulmislangust (André *et al.*, 2011; Weilgart, 2007). Ookeanipõhja seismilistel uuringutel ja militaarfoonil on väga tugev mõju organismidele. Näiteks kahjustavad seismilised uuringud hõbedase pagruse (*Pagrus auratus*) sisekõrva ning rõhupüssi tugevate helide peale vastasid kalmaarid (*Sepiotheuthis australias*) hoiatushüüdudega, mille tagajärjel muutus nende ujumismuster ja vertikaalne liikumine (Fewtrell & McCauley, 2012). McCauley *et al.* (2017) näitas hiljuti, et seismilised uuringud hävitasid zooplanktoni 1,2 km ulatuses rõhupüssi koldest (ingl. *airgun source*).

Mereorganismide kuulumisvõime varieerub sageduste kuulumistundlikkuse poolest (Kelley *et al.*, 2018). Mitmed kalaliigid kuulevad helisid vaid madalatel sagedustel (50 Hz – 5kHz), samas kui mereimetajad kuulevad sagedusi laial skaalal (1kHz – 150 kHz) (Weilgart, 2007; Ladich & Fay, 2013). Vähe on teada veeputukate kohta, kuid arvatakse, et nad tajuvad vaid madalasageduslike helisid (Hawkins & Popper, 2014). Samuti on vähe teada ookeaniroomajate kohta, teame vaid, et merikilpkonnade kuulumistundlikkuse lävi on 500 Hz juures (Willis, 2016). Sõltuvalt heli kestusest, ruumilisest levikust ja sagedusest kahjustavad antropogeensed heliallikad liike erinevalt. Näiteks laevandusega kaasnevad madalasageduslikud helid kahjustavad rohkem liike, kelle tundlikkuse lävi on madalam, näiteks veeputukaid ja luukalu (Peng *et al.*, 2015)

### 3.2 Tehisvalgustus

Antropogeenne valgus häirib organisme, nende energia kasutust, teabe omandamist ja vaenlase eest põgenemist (Gaston *et al.*, 2013). Aastatel 1992 kuni 2012 on tehisvalguse

hulk kahekordistunud ning ennustuste kohaselt linnastub 2030. aastaks 1 527 000 km<sup>2</sup> suurune maa-ala, mis on kolm korda suurem kui Madagaskar (Seto *et al.*, 2011). Arvatakse, et vähemalt 60% linnastumisest tungib 50 km ulatuses looduskaitsealade piiridesse, kahjustades sealhulgas elurikkuse tulipunkte (Güneralp & Seto, 2013). Linnades on pilvisel ööl valguskiirgust neli korda enam kui looduslikus keskkonnas (Kyba *et al.*, 2015). 22% maailma rannajoonest asub valgustatud piirkonnas ning paljud rannikulähedased korallrifid on intensiivse valguse, majandustegevuse ja ka turismi mõjualas (Davies *et al.*, 2014). Öine tehisvalgus mõjutab organismide geeni ekspressiooni, suhteid toiduahelas, füsioloogiat ja käitumist, arvukust ja levikut ning määrab ära koosluse struktuuri. Tehisvalguse mõju on rohkem uuritud maismaa ökosüsteemides ning vähem ookeanides ja magevee süsteemides. Tehisvalguse mõju käsitlevad artiklid keskenduvad tavaliselt kindlale liigile, kuid oleks vaja uurimust tehisvalguse mõjust, mis hõlmab populatsiooni ja ökosüsteemi tasandeid. Lisaks oleks oluline teada, kuidas valgus koos



**Joonis 9.** Valgus ookeanis. (A) Ülemine paneel kujutab valguse spektrit veepinna kohal päikesepaistelise ilma korral. Keskmine paneel kujutab kiirguse hajumist selgeveelises ookeanis 75 meetri sügavusele. Alumine paneel kujutab kiirguse hajumist hägusas vees, mille on põhjustanud vetikad ja orgaaniline hõljum. (B) kujutab *Balistoides conspicillum* erinevatel sügavustel. Kõrge resolutsiooniga pilt demonstreerib kalade nägemist ookeanis ja madala resolutsiooniga tehtud pildid demonstreerivad olusid hägusas vees. 4,0 m sügavusel avanev vaatepilt on omane 500 nm hägusas vees (Marshall, 2017).

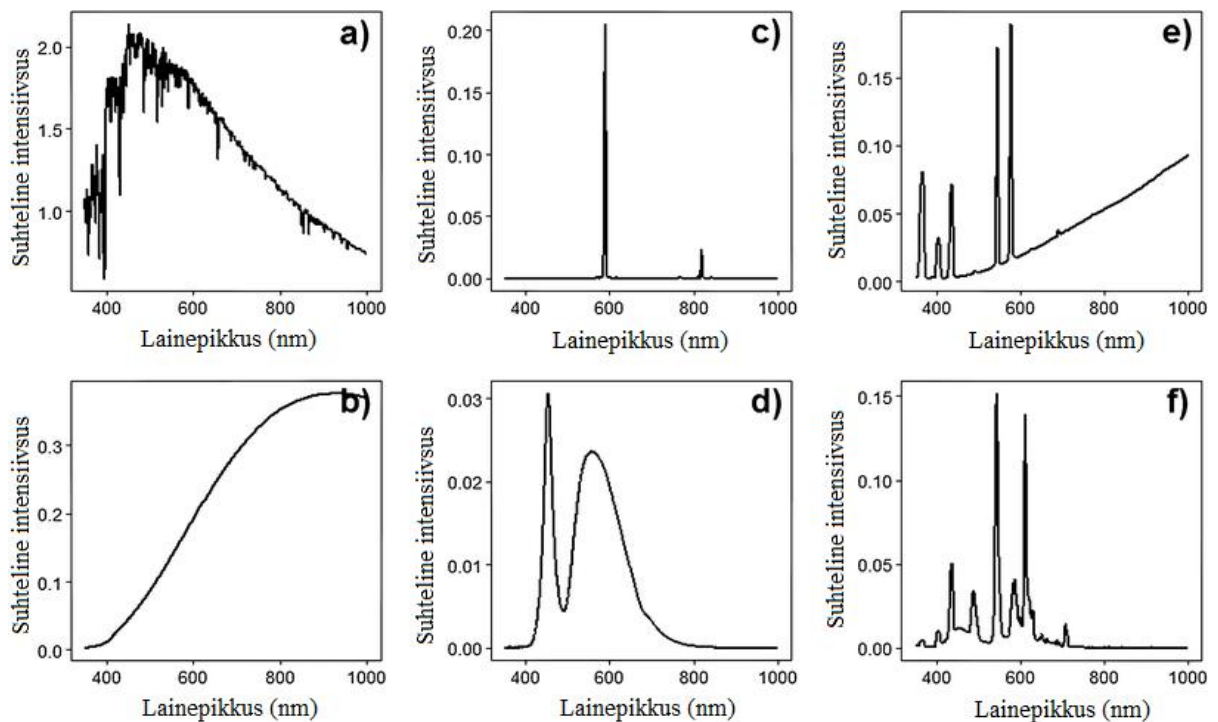
müraga kujundavad evolutsioonis looduslikku valikut, sest häiritud keskkonnas muutuvad sugulise valiku tingimused.

Nägemine vee all kujunes evolutsioonis välja valguse lineaarse vähenemisega sügavuse suurenedes ning liigi käitumuslike ja ökoloogiliste vajaduste kaudu (**Joonis 9**). Võrreldes maismaa liikidega on nägemine ilmselt kõige vähem kasutatav meel vees. Kuulmine ja haistmine aga võimenduvad vee suurema tiheduse tõttu. Nägemise mittevajalikkust veekeskkonnas iseloomustab teatud kalade kohastumus vaadata ainult ülespoole ning kaheksajalgade värvipimedus. Rohkemate värvide nägemine on kaheksajalgale ebaoluline, kuna ta kasutab ümbritseva keskkonna tajumiseks kompimist ja haistmist. Nägemismeele tahaplaanile jäämine mereorganismidel on seotud valguse neeldumisega vees ning sellega, et päikesevalgus ei levi selgeveelistes ookeanides allapoole 1000 meetrit. Juba 200 meetri juures on ookeanis hämar ning 200 meetri sügavusel hägusas vees valitseb pimedus, kuid siiski elab 80% mereorganismidest 200 meetrist sügavamal (Marshall, 2017).

Kala arengu käigus võib kolvikeste tundlikkust mõjutada ümbritsev spektraalne keskkond. Laboris tehisvalguse tingimustes kasvatatud barramundil (*Lates calcarifer*), vöödilisel daaniol (*Danio rerio*) ja beluugal (*Huso huso*) muutus pikka lainepikkust tajuvate fotoretseptorite tundlikkus (Siebeck *et al.*, 2015). Kalad, keda kasvatati pika lainepikkusega valguse käes, olid suuremad ja saavutasid suguküpsuse kiiremini võrreldes lühikese lainepikkusega valguse käes kasvanud kaladega (Bapary *et al.*, 2011). Seega on võimalik, et halvenenud nägemistingimuste tõttu kaldub kalamaimude nägemistundlikkus pika lainepikkusega valguse suunas (Siebeck, *et al.*, 2015). Nägemistundlikkuse vähenemine lühikese lainepikkuse osas võib aga maimudel takistada pelagiaalis polarisatsiooni abil orienteerumist (Leis *et al.*, 2011a). Samuti väheneb maimude võime tuvastada saaki, kuna väheneb kontrast saagi ja lühikest lainepikkust neelava tausta vahel. Muutused nägemistundlikkuses võivad vähendada värvide eristamist ja seega mõjutada visuaalset liigisisest suhtlemist (Siebeck *et al.*, 2015).

Kunstlik valgus mõjutab organismide fenoloogiat, kiskja-saaklooma suhet, ööpäevaseid rütme, öist puhkust ja taastumisaega. Lisaks segab tehisvalgus liikide orienteerumist, mis põhjustab liikide otsest surma (Gaston *et al.*, 2013). Mõned linnuliigid pikendavad kunstliku valguse all oma toitumisaega (Yorzinski *et al.*, 2015). Näiteks toidavad pilalinnud (*Mimidae*) tugeva tehisvalguse tõttu poegi hilisõhtutel (Stracey *et al.*, 2014), Euroopa muusträstad (*Turdus merula*) jätkavad oma toiduotsinguid kuni hiliste

õhtutundideni ja alustavad oma hommikuid varem (Dominoni *et al.*, 2014). Paljud laululinnud alustavad tehisvalguse käes hommikul laulmist varem, seega on linnades eelistatud varasema kronotüübiga (ingl. *chronotype*) isendid (Kempenaers *et al.*, 2010). Dominoni *et al.* (2013) tõestasid oma katses, et musträstaste linna- ja maapopulatsioonid erinesid üksteisest kronotüüpide ja ööpäevaste rütmide poolest. Miller (2006) näitas oma uurimuses, et punarind-rästad (*Turdus migratorius*) alustavad tehisvalgusega piirkonnas laulmist varem, võrreldes looduslike rästaste populatsioonidega; laul nihkus veel varasemaks udu ja pilvise ilma korral, mis blokeerisid valguse levimist atmosfääri, suurendades sellega valgustuse mõju. Laulu ajastamine varasemaks võib olla tingitud lindude ööpäevaste rütmide kohandamisest vastavalt valgusele, mille korral käbikaha salvestab teabe eelmise valgusperioodi kohta (Gwinner & Brandstätter, 2001). Sellisel juhul peaks öise valguse kadumise tõttu rästaste laulmine muutuma järk-järgult hilisemaks ning sarnanema lõpuks loodusliku populatsiooni omaga, kuid peale ühte pimedat ööd taastus rästaste normaalne laulmine koidu ajal (Silva *et al.*, 2014). Sarnast käitumist täheldati ka rasvatihastel (*Parus major*) – öise tehisvalguse korral nihkus laulu algus hommikul järk-järgult varasemaks, kuid peale ühte pimedat ööd taastus tihaste looduslik laulu alustamisaeg (Jong *et al.*, 2016). Tehisvalgus võib mõjutada ka füsioloogilisi protsesse. Näiteks nõrgeneb džungaaria kääbushamstrite (*Phodopus sungorus*) immuunsüsteem tehisvalguses (Bedrosian *et al.*, 2011).



**Joonis 10.** Spektraalne kiirgus. a) päeavalgus; b) hõõglamp; c) naatriumlamp; d) LED; e) elavhõbelamp; f) luminofoorlamp (Gaston *et al.*, 2014).

Öise valgustuse mõju organismidele määrab ära valguse suund, intensiivsus, kestvus ja spektri ulatus (Longcore & Rich, 2017). Moodsas tänavavalgustuses kasutati esmalt hõõglampe, mis kiirgasid kollast lainepikkust, samas kui 60ndatel ja 70ndatel kasutusele võetud naatriumlambid kiirgasid oranži valgust. Viimaste aastakümnete jooksul on kasutusel erinevate lainepikkustega lambid, mis kiirgavad kollast, sinakasvalget, ultravioletset või rohekasvalget valgust (**Joonis 10**) (Cinzano *et al.*, 2001). Hiljuti kasutusele võetud LED-lambid on toonud uue spektriga valgusallika (Gaston, 2013). Uuringute käigus on selgunud, et rohekaskollased ja oranži spektriga LED-lambid mõjutavad organisme vähem kui naatriumlambid, samas mõjutavad organisme enim sinise spektriga LED-id (Longcore *et al.*, 2018). Enamus mereputukaid eelistavad kindla värvusega lampe sõltuvalt enda nägemisspektrist, kõige vähem eelistatakse siniseid ja punaseid lampe (Robertson & Horváth, 2018). Taľanda *et al.* (2018) uurisid erinevates valgustingimustes planktontoidulise hariliku roosärje (*Scardinius erythrophthalmus*) reaktsiooni ja ujumiskiirust kiskja lõhnasignaalidele. Erinevate valgustingimuste loomiseks kasutati sama tugevusega halogeen-, naatrium- ja metallhalogeniidlampe – naatriumlambi valguses olid reaktsioonidistants ja ujumise kiirus paremad halogeenlambi omast. Metallhalogeniidlambi all olid reaktsiooniaeg ja ujumiskiirus sarnane halogeenlambi näitajatega, kuid kiskja vältimine oli oluliselt halvem võrreldes naatrium- ja halogeenlambiga.

Öise eluviisiga loomad, näiteks nahkhiired, on eriti tundlikud öise tehisvalguse suhtes. Tehisvalgustus võib segada tähistaeva järgi orienteerumist ja teiste meeleorganite kasutamist. Migratoorseid nahkhiiri mõjutab kõige enam keskmise lainepikkusega valgus (520-540 nm), mistõttu võib roheline tehisvalgus olla neile eriti ligitõmbav (520-540 nm) (Winter *et al.*, 2003). Katsest selgus, et öises tehisvalguses suurenes kahe arvukama rändse liigi, pargi-nahkhiire (*Pipistrellus nathusii*) ja pügmee-nahkhiire (*P. pygmaeus*), aktiivsus 50% võrreldes ajaga, mil tehisvalgus puudus. Katsete ajal oli üldine toitumisaktiivsus mõlemal liigil madal, kuid samas sagenes valguse korral pargi-nahkhiire söömishäälitsuste (ingl. *feeding buzzes*) arv. Pargi-nahkhiir tundis huvi roheline valguse vastu 23 meetri kauguselt, mis ületab kajalokatsiooni raadiuse piiri, välistades seega putukate püüdmise katsed ning tõestades positiivse fototaksise olemasolu (Voigt *et al.*, 2017).

Öösel rändavad linnud kipuvad lendama valgusallikate suunas ning ka pörkuvad nendega (**Joonis 11**) (Voigt *et al.*, 2017). Selline käitumine võib põhjustada rändlindude kõrget suremust, kuna vales suunas lendamine kulutab palju energiat ning kokkupõrked, näiteks





**Joonis 11.** Öise tehisvalguse levik ja lindude rändeteed. Sinised alad kujutavad tehisvalgustust ning jooned märgistavad öiste rändlindude ( $n = 298$ ) liikumist talvitus- ja pesitsusalade vahel. Tumehallid jooned kujutavad lühemat rännet ja helehallid pikemat rännet. Lühikesed ränded kattuvad väga suurel määral rohke öise tehisvalguse piirkondadega (Cabrera-Cruz et al., 2018).

majakate või kõrghoonetega, lõppevad enamasti surmaga (Gehring et al., 2009). Põhjus, miks valgusallikad on rändlindudele atraktiivsed, pole selge, kuid arvatakse, et valge spektriga valgus segab orienteerumist taevamärkide abil ning punane valgus segab lindude magnetilist orientatsiooni (Gauthreaux & Belser, 2006). Laboratoorsetest katsetest on selgunud, et nähtava valguse erinevad lainepikkused mõjutavad linde erinevalt. Enim segavad lindude orienteerumist punane ja kollane valgus, samas ei mõjuta orienteerumist sinine ja roheline valgus, põhjuseks peetakse lühikese lainepikkuse seostumist lindude magnetilise kompassi retseptormolekuliga (*cryptochrome1a*, Cry1a) (Wiltschko & Wiltschko, 2014). Poot et al. (2008) tehtud vaatluste käigus selgus, et linnud, kes rändasid üle Põhjamere, kaotasid punase ja valge valguse suunas lennates õige suuna, samas ei muutnud roheline ja sinine valgus kuidagi rändlindude orientatsiooni.

Öine tehisvalgus inhibeerib metaboolseid radasid, mis on seotud bioloogiliste rütmide ja antioksidantide sünteesiga (Tan et al., 2007). Antropogeenne valgus mõjutab ka keemiliste signaalide levikut ja paarilise valikut (Henneken & Jones, 2017). Nukuna pideva tehisvalguse all arenenud emaste ööliblikate (*Mamestra brassicae*) feromoonide hulk langes, võrreldes looduses nukkunutega. Lisaks vähenes öise tehisvalguse all elutsevate *Operophtera brumata* emaste paaritumise sagedus ja isaste huvi emaste liblikate feromoonide vastu (van Geffen et al., 2015). Lisaks takistab öine valgus jaanimardikate populatsioonide paljunemist, vähendades isaste bioluminesentsi mõju, mis on üks sugulise

valiku kriteeriume emaste jaoks (Lewis, 2009). Plastilise vastusena intensiivistunud valgusele, suurendasid isased bioluminesents-signaalide tugevust. Kuni 533 nm lainepikkuseni helendasid isased jaanimardikad (*Aquatica ficta*) intensiivsemalt ning vähendasid oma signaalide sagedust. Samas ei mõjutanud pika lainepikkusega müra signaali morfoloogiat, kuna *Aquatica ficta* ei taju madalama energiaga laineid (Owens *et al.*, 2018).

Tehisliku valguse reostus mõjutab kiskja-saaklooma suhteid. Kiskjad, näiteks nahkhiired ja randalid, on öises tehisvalguses saagi püüdmisel edukamad kui pimedas (Minnaar *et al.*, 2014). Suure kiskluse korral tehisvalguse all, kohandavad saakloomad kiskjavastaseid strateegiaid, näiteks häälitsevad konnad vaiksemalt, vähendades sellega kisklusohtu (Baker & Richardson, 2006). Samuti suurendavad isendid kunstliku valguse korral valvsust ümbritseva keskkonna suhtes. Yorzinski *et al.* (2015) läbiviidud katses uuriti öise tehisvalguse mõju emase paabulinna (*Pavo cristatus*) valvsusele. Paabulinna pea külge kinnitati andur, millega jälgiti pealiigutusi looduslikus pimeduses ja valgustatud tingimustes. Selgus, et tehisvalgus suurendab öist valvsust ning lühendab uneaega, sest linnud kulutasid magamisaega ümbritseva keskkonna visuaalsele kontrollimisele. Kui valguse intensiivsus oli väga tugev, eelistasid paabulinnud magada tehisvalgusest kaugemal, kuid nõrga valguse korral ja pimeduses kohaeelistused puudusid.

Putukatest toituvad nahkhiired on öise eluviisiga ning globaalselt laia levikuga, nende kiskja-saaklooma suhe on arenenud 65 miljoni aasta jooksul (Conner & Corcoran, 2012). Aafrikas elutsev nahkhiireliik *Neoromicia capensis* püüdis loodusliku öise valguse korral vähem hämarikuliblikaid, kuna liblikad kuulevad nahkhiirte kajalokatsiooni. Valgustatud tingimustes suurenes ööliblikatest toitumine, mis oli tingitud liblikate vähenenud või puudulikust kaitsemehhanismist. Tehisvalgus võimaldab süntoonilistel nahkhiirtel (ingl. *syntonic bats*) toituda ultrahelisid kuulvatest hämarikuliblikatest, samaaegselt survestades nende populatsioone, mille tagajärjel võib liblikaliigi säilitamiseks vaja minna kaitsemeetmete rakendamist (Minnaar *et al.*, 2014). Euroopa ööliblikate arvukus on kahanenud viimaste kümnendike jooksul kunstliku valgustuse tõttu (Fox, 2013). Öine tehisvalgus soosib süntoonilisi nahkhiiri, mille tagajärjel tekib tugev konkurents toidu pärast allotooniliste nahkhiirtega (ingl. *allotonic bats*), kelle põhitoiduks on ultraheli lainetele tundlikud ööliblikad (Schoeman & Jacobs, 2011). On selgunud, et allotoonilised nahkhiired väldivad valgusrikkaid keskkondi öösel, et kaitsta ennast röövlindude eest (Lewanzik & Voigt, 2014). Allotoonilised nahkhiired on väiksed, lendavad aeglaselt ja nende kajalokatsioon on kohanenud keskkonnaga, kus objektid paiknevad tihedalt koos,

mis vähendab antropogeenses elukeskkonnas ellujäämist (Schnitzler *et al.*, 2003).

Kokkuvõttes kahjustab kunstlik valgus allotoonilisi liike järgmiselt: a) süntoonilised nahkhiired tekitavad konkuretsi toidu osas, b) toiduallikaks olevad ööliblikad liiguvad looduslikust keskkonnast valgustatud keskkonda, c) valgustatud keskkonnas toidu püüdmisel on suur tõenäosus sattuda kiskluse ohvriks (Minnaar *et al.*, 2014).

Antropogeenne valgus mõjutab enamasti öise eluviisiga organisme, kuid tehisvalgus mõjutab ka päevaseid käitumismustreid ja õppimisvõimet. 10 nädalat kestva katse jooksul hoiti gupisid (*Poecilia reticulata*) erinevate valgustingimuste käes: a) 24 h ere valgus, b) 12 h ere valgus ja 12 h hämar valgus, c) 12 h ere valgus ja 12 h pimedus. Öine ere valgus suurendab gupide riskikäitumist, ehk 24 h ereda valguse käes viibinud gupid veetsid rohkem aega avavees, mistõttu olid nad suuremas kisklusohus. Gupid, kes viibisid 12 h hämaruses ja 12 h ereda valguse käes, lahkusid oma peidupaigast kiiremini kui normaaltingimustes peetud gupid (Kurvers *et al.*, 2018). Harris *et al.* (2010) näitas, et gupid, kes olid pärit suure kiskjatihedusega alalt, väljusid oma peidupaikadest kiiremini kui gupid, kes olid pärit madala kisklusega alalt. Sarnast riskikäitumist on täheldatud ka teiste *Poeciliids* liikide ja mõningate teiste kalade hulgas. Aktiivne, uuriv ja riske võttev käitumine on gupidel adaptiivne kohastumus stressirikas keskkonnas, mis pikendab kõrge kiskluse juures nende eluiga (Brown *et al.*, 2007).

Keskkonna muutudes võivad kaduda või tekkida uued värvitoonid, millega liigid pole kohastunud. Kõige suuremad on muutused linnades, kus looduslik keskkond on asendunud ehitistega ja objektidega, mille värv on loomadele võõras. Nii ei pruugi isendi visuaalne signaal, mis on kohastunud loodusliku taustaga, linnakeskkonnas kohane olla (Delhey & Peters, 2017). Näiteks on hundlaste sugukonda kuuluvad isased (*Julidomorpha bakewelli*) mardikad üritanud paarituda pruunide klaaspudelitega, kuna liigi emased on pudeliga sarnast värvi (Gwynne & Rentz, 1983). Keskkonna antropogeenne muutumine vähendab varjevärvusega organismide ellujäämist (Delhey & Peters, 2017). Näiteks olid Inglismaal 19. sajandil tööstusliku tahma tõttu eelistatud tumedad kase-kedrivaksikud (*Biston betularia*), kuid saaste vähenedes muutusid nad lindudele kergemini märgatavaks ning eelistatud oli taas heledam fenotüüp (Cook *et al.*, 2012). Samuti kahjustab lumekatte vähenemine karvkatet vahetavate imetajate ja lindude kohastumust, kuna tumedal taustal on hele sulestik või kasukas kiskjale paremini nähtav (Zimova *et al.*, 2016). Hägusas vees halveneb värvide eristamine, mis kahjustab kalade visuaalset sugulist valikut, blokeerides ühe olulise hindasmiskriteeriumi kvaliteetse paarilise valimisel (Collin & Hart, 2015).

## 4. Elupaiga fragmenteerumine ja kadumine

Elupaikade killustumine on üks suurimaid populatsioonide väljasuremise põhjustajaid, mille taga on nii globaalsed kui ka kohalikud probleemid, mis muudavad organismide troofilisi suhteid ning vähendavad toidu kättesaadavust (Parmesan, 2006). Inimtegevus mõjutab üle 20% maismaast, mille tagajärjel kaovad spetsiifilised elupaigad, näiteks Kagu-Aasia kuivad metsad, mis on hävinud 69% ulatuses (Hoekstra *et al.*, 2005). Elupaiga killustumine võib otseselt või kaudselt mõjutada isendi kohasust ja selle kaudu ka populatsiooni elujõulisust (Carey, 2014). Traditsiooniline elupaiga taastamine keskendub keskkonna abiootilistele teguritele, sõltudes kaitstava liigi vajadusest (McAlpine *et al.*, 2016). Elupaiga taastamisel on oluline tuvastada ökosüsteemi toimimiseks olulised liigid. Kalaliigid erinevad suurel määral keha koostise ja eritatava lämmastiku ja fosfori hulga kaudu, muutes ühed liigid toitainete ringluses teistest olulisemaks (Kelley *et al.*, 2018). Näiteks eritab *Astyanax aeneus* veekogus oluliselt rohkem fosforit kui koosluse teised kalad, muutes *Astyanax aeneus*'e toitainete ringluse nurgakiviks (Small *et al.*, 2011). Liigid ei pruugi taastatud elupaika naasta, kui puuduvad kvaliteeti näitavad signaalid. Sellist elupaika kutsutakse sensoorseks lõksuks (ingl. *perceptual trap*), kuid esineb ka ökoloogiline lõks, mille elupaiga kvaliteedi signaalid on petlikud ning sellise elupaiga asustanud organismide kohasus langeb (Patten & Kelly, 2010). Ökoloogilise lõksu üheks näiteks on putukad, kes munevad maanteedele, sildadele, autodele ja muudele tehispindadele polariseeritud valguse signaalide tõttu (Horvath, 1998). Oluline oleks kindlaks teha, milliste kriteeriumite alusel loomad elupaikade kvaliteeti hindavad, et kindlustada taastatud elupaikade asustamise.

Signaali tuvastuse suurendamiseks heterogeenses keskkonnas kasutavad isendid signaalide edastamisel multimodaalseid komponente (Hebets *et al.*, 2016). Cronin *et al.* (2019) viisid läbi katse, kus uurisid emaste konnade (*Physalaemus pustulosus*) sugulist valikut erinevates niiskus- ja valgustingimustes sõltuvalt multimodaalsete (audiovisuaalne) või unimodaalsete (akustiline) stiimulite esinemisel. Selgus, et substraat ei mõjutanud emaste sugulist valikut, kuid märjas keskkonnas valiti paariline kiiremini. Sarnaselt emaskonnadele ei mõjutanud substraat isaste konnade eelistust multimodaalsete stiimulite osas, kuid märgades oludes reageerisid konnad signaalidele kiiremini. Seega ei mõjutanud substraat mõlema soo valikut partneri osas, kuid märg keskkond lühendas valiku latentsusaega. Piisoniturpiaiasid (*Molothrus ater*) on hea kasutada sensoorsete signaalide

tuvastamise uurimisel erinevates keskkondades, kuna nad eelistavad elupaigana kasutada heterogeenseid maastikke ning nende laulu sagedus on suure varieeruvusega (Lowther, 1993). Piisoniturpialide laulu tuvastamist mõjutab nii elupaiga tüüp kui ka linnastumise protsent. Avamaastikel on tuule tekitatud madalasageduslikud helid suurema amplituudiga kui suletud keskkonnas, seega maskeerib tuul avamaastikul suurema tõenäosusega madalasageduslikke signaale kui suletud maastikel. Avatud maastikus saab kasutada kõrgesageduslikku laulu (4 kuni 6 kHz), millel on maksimaalne tuvastamise kaugus (Gall *et al.*, 2012). Samas on linnades kõrgesageduslike signaalide maskeerimise oht suurem ning linnades elavad turpialid kasutavad suhtluseks madalasageduslikke signaale (Hanna *et al.*, 2011). Katsest selgus, et signaali tuvastamise ala oli suurim avatud planeeringuga linnas, kus piisoniturpialid kasutasid heli tõstmiseks tugevaid pindu, mis tekitasid heli levikul omamoodi kanali (Gall *et al.*, 2012).

Elupaiga killustudes muutub meeleorganite osakaal, mida saakloom kasutab kiskja tuvastamiseks (Dixon *et al.*, 2010). Kiskjad suurendavad oma territooriumit, mille tõttu puutuvad saakloomad uute kiskjatega sagedamini kokku (Feary *et al.*, 2014). Kalad õpivad kiskja ohtlikkust, kas otseselt kui kiskja rünnak ebaõnnestub või kaudselt, kus liigikaaslase alarmsignaali põhjal luuakse seos kiskja ja ohu vahel (Lönnstedt & McCormick, 2015; Ferrari *et al.*, 2010). McCormick & Lönnstedt (2016) tehtud uuringus selgus, et muutuvad elupaigad mõjutavad liikide õppimisvõimet erinevalt. Pleekinud korallriffid kahjustavad kiskja keemiliste signaalide õppimist amboni riffikalal (*P. amboinensis*). Samas suutis amboni riffkala lähisugulane *Pomacentrus coelestis* kahjustunud riffidel kasutada lõhnasignaale ohu hindamiseks ja uute kiskjate tuvastamiseks. Elupaiga kvaliteedi halvenemine, näiteks korallide pleekimine, vähendab alarmsignaali efektiivsust, mõjutades isendite suremust. Kahjustunud korallidelt pärit keemilised signaalid muutsid elupaika otsivate ahvenaliste neofobset käitumist, mistõttu kalade ellujäämus langes (McCormick *et al.*, 2016). Neofobia võib olla organismile kasulik, kuna sellega koos suureneb ka lateraalsus, mis aitab kalal edukamalt põgeneda (Ferrari *et al.*, 2015).

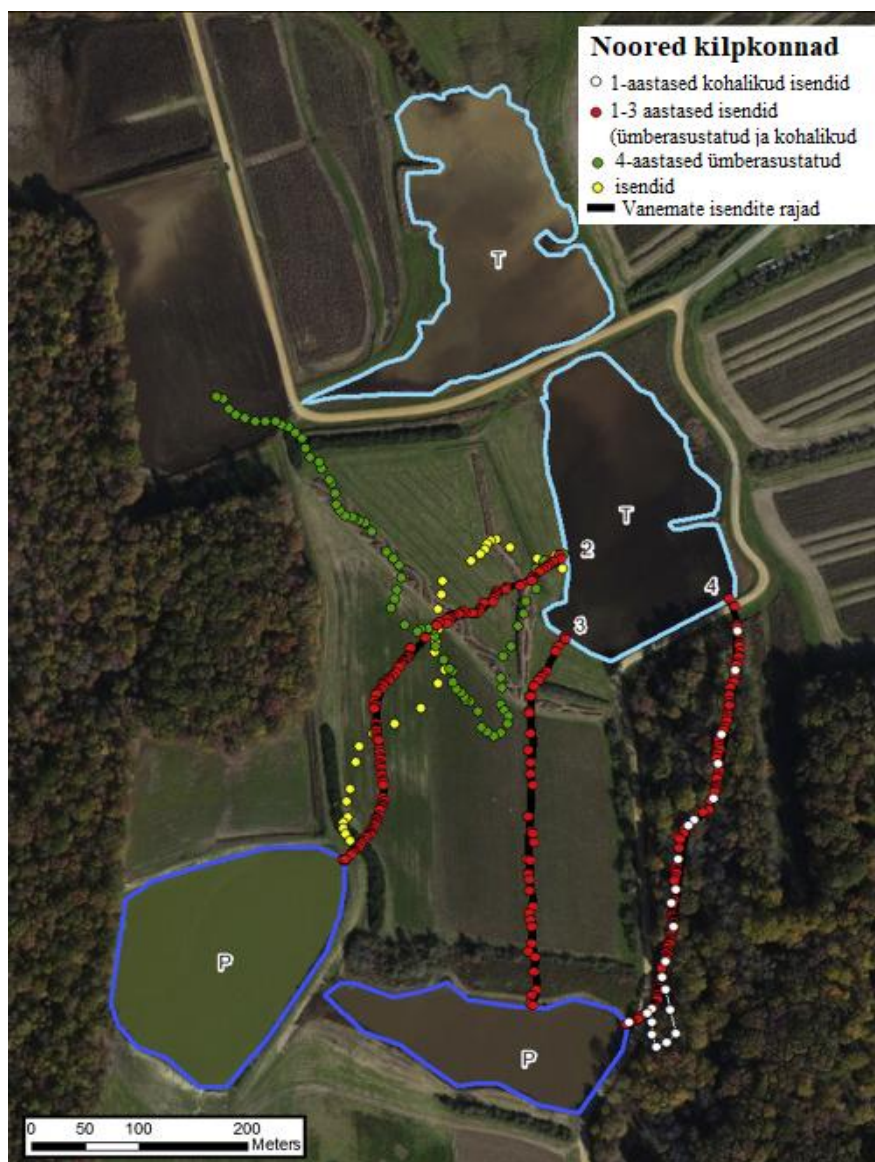
McCormick (2009) leidis oma katses, et erinevalt tervetest korallidest, hoidsid amboni riffikalad pleekinud korallidest eemale ning põhjuseks võis olla kahjulike signaalide levik halvenenud elupaigast, mis peletas riffkalu peidupaigast eemale. Lisaks selgus, et tervete korallide vahel elavatel kaladel arenes alarmsignaali korral neofobia, mis muutis nad ettevaatlikumaks ja peidulisemaks, suurendades nende ellujäämust neljakordselt. Kaladel, kes kasutasid elupaigana pleekinud koralle, ei kujunenud neofobiat ning nende suremus

oli kordades suurem (McCormick *et al.*, 2016). Valvsus on oluline käitumuslik kohastumus varajaseks kiskja tuvastamiseks ja põgenemiseks (Lind, 2005). Valvsuse tase sõltub keskkonna tihedusest, ning peamiseks valvsust mõjutavateks teguriteks on toidu olemasolu, elupaiga avatus, jälgitava ala suurus ja antropogeenne mõju (Laundré *et al.*, 2010; Lynch *et al.*, 2015). Lisaks nägemismeelele, on ka kuulmine valvsuskäitumise kujunemisel oluline, kuna antropogeenne müra maskeerib signaale, varjates näiteks kiskja poolt tekitatud helisid. Metsas ja pimedas toitudes teeb muulhiv (*Odocoileus hemionus*) mäletsemises pause sagedamini kui avatud keskkonnas, kuna nägemistingimused on metsas halvemad; pausid olid sagedasemad ka mõõduka antropogeense taustamüraga piirkonnas (Lynch *et al.*, 2015).

Mageveekogusid mõjutab põllumajandus, läbi mille satub vette väetist, mis suurendab orgaanilise hõljumi hulka vees, ning mageveekogu äärsete metsade majandamine, mis halvendab vee kvaliteeti. (Jeffrey *et al.*, 2015). Inimtegevus kahjustab mageveeliike temperatuuri, pH, soolsuse ja hägususe taseme muutuste kaudu, luues invasiivsetele liikidele veekogus soodsad tingimused (Leonardos *et al.*, 2008; Davies-Colley & Smith, 2001). Invasiivsed liigid, nagu harilik gambuusia (*Gambusia affinis*) ja tähniline galaks (*Galaxias maculatus*), suudavad uudses keskkonnas kiiremini levida ja edukamalt toituda. Katsed, mis viidi läbi nende liikidega Uus-Meremaal hägusas jõevees näitasid, et hariliku gambuusia toitumiskäitumine ei muutunud, samas kui kohalike liikide toitumine vähenes visuaalsete signaalide halvenemise tõttu (Abrahams *et al.*, 2017). Ka De Robertis *et al.* (2003) leidsid, et vee hägususel oli väiksem mõju saaki lähedalt ründava keta (*Oncorhynchus keta*) edukusele, võrreldes pikemalt distantstilt saaki ründavat mustkalaga (*Anoplopoma fimbria*).

Elupaikade hävides on poolveelise eluviisiga organismidel vähe aega, et leida uued sobivad elupaigad (Roth & Krochmal, 2015). Roth & Krochmal (2015) uurisid Ameerika kirdeosas kogemuse ja vanuse mõju poolveelise kilpkonna (*Chrysemys picta*) orienteerumisvõimele vee suunas (**Joonis 12**). Erinevalt kohalikest täiskasvanud kilpkonnadest ei leidnud ümberasustatud täiskasvanud kilpkonnad voolavat vett, mis lubab järeldada, et edukas navigeerimine maismaal ei sõltu vaid sensoorsest teabest ning kohalike kilpkonnade traditsioonilised rajad pole kergesti leitavad ja tuvastatavad isegi siis, kui ümberasustatud kilpkonnade liikumine ristus kohalike isendite radadega. Siiski kasutavad poolveelise eluviisiga kilpkonnad veekogu leidmiseks signaale nagu

polariseeritud ja mittepolariseeritud valgust, päikese asukohta ning geomagnetilist kompassi (Yeomans, 1995; Graham, et al., 1996; Iverson, et al., 2009). Mitme signaali üheaegsele kasutamisele viitab kilpkonnade põiklev liikumistrada, mis on maamärkide abil määratud. On huvitav, et noored kilpkonnad vanuses 1-3 aastat, kasutasid vee leidmiseks samu radasid, mis kohalikud täiskasvanud. Nelja aastastel kilpkonnadel kadus aga raja jälgimise võime, mis illustreerib õppimisvõime olulisust 1-3 aasta vanuses (**Joonis 13**) (Roth & Krochmal, 2015).



**Joonis 12.** Poolveelise eluviisiga kilpkonnade liikumine ajutistest veekogudest püsivatesse. *T* sümboliseerib ajutisi tiike, *P* sümboliseerib püsivaid veekogusid. Kohalikest isendite liikumistrajad = 1, 2, 3, 4. Isendite raja valikud: 1 = 18, 2 = 19, 3 = 8, 4 = 15. Kohalikud isendid,  $n = 60$  ning ümberasustatud isendid,  $n = 30$  (Roth & Krochmal, 2015).





**Joonis 13.** Poolveelise eluviisiga kilpkonnade liikumine ajutistest veekogudest püsivatesse. Kõrvalkalle 1 aastaste kilpkonnade rajas on tingitud vihma eksitavast mõjust ühele isendile. Vanemate kohalike kilpkonnade rajad: 2, 3, 4. Raja valikud noorte kilpkonnade seas: 2 = 8, 3 = 4, 4 = 7. 1-aastased kilpkonnad,  $n = 7$ . Ümberasustatud ja kohalikud 1-3 aastased isendid,  $n = 15$ . 4- aastased ümberasustatud isendid,  $n = 8$  (Roth & Krochmal, 2015).



## 5. Magnetilise orienteerumise häiringud

Elektromagnetiline müra esineb kõikjal elektrooniliste seadmete läheduses. Näiteks merre paigaldatud kaablid tekitavad enda ümber magnetvälja, mis segab liikide magnetilist orienteerumist (Gill *et al.*, 2012). Elektromagnetilised väljad mõjutavad liikide füsioloogiat ning orienteerumist, näiteks muudavad rändavad angerjad elektrikaablitest üle liikudes oma ujumismustrit ning kaotavad õige suuna (Lovich & Ennen, 2013). Elektriväljade- ja magnetväljade tajumine on inimesele raskemini mõistetav, võrreldes näiteks kuulmise ja nägemisega, mistõttu leidub teavet nende meeleelundite kohta vähem.

Juba üle 50. aasta on teada, et öösel kasutavad rändlinnud orienteerumiseks Maa magnetvälja (Wiltschko & Wiltschko, 1972). Oldenburgi ülikoolis läbiviidud katses hoiti punarindasid (*Erithacus rubecula*) puumajakestest, kus nad puutusid kokku elektromagnetilise müraga, ning peale mida nad ei suutnud orienteerumiseks kasutada magnetilist kompassi. Orienteerumisvõime taastus, kui neid hoiti alumiiniumplaatidega majakeses, mis nõrgestas 50 KHz - 5MHz sagedusega elektromagnetilist müra vähemalt kahe magnituudi võrra. Peale alumiiniumplaatide eemaldamist või majakeses tekitatud elektromagnetilist müra kaotasid linnud jälle võime kasutada magnetilist kompassi (Engels *et al.*, 2014). Sarnast elektromagnetilist müra leidub antropogeense mõjuga looduslikes keskkondades ohtralt ning on põhjustatud keskmise lainepikkusega AM-lainete levikust, mis levivad looduses 50 kW-sest AM-raadiojaamast 5 kilomeetri kaugusele (Kirschvink, 2014). Schwarze *et al.* (2016) uurisid punarindade orienteerumist erinevate kitsas- ja lairiba elektromagnetilise väljade mõjul. Selgus, et tugevad kitsasriba elektromagnetilised väljad ei mõjutanud punarindade magnetilist orienteerumist, kuid väga tugev mõju oli nõrkadel lairiba väljadel.

Elektriliste vahendite, näiteks kõrgesageduslike elektriliinide, töötamise käigus tekib nende ümber koroona, millega kaasneb inimsilmale vaevu nähtav sinakas valgus (Tyler *et al.*, 2016). Krüptiline mõju (ingl. *cryptic impact*) tekib olukorras, kus antropogeenne tegur mõjutab loomade käitumist, kuid sellele ei osata tähelepanu pöörata, kuna see jääb inimese nägemisspektrist välja (Raiter *et al.*, 2014). Põhjapõdrad (*Rangifer tarandus*) tuvastavad kõrgepingeliinide poolt tekitatud koroonat, mistõttu suur osa põtradest oskab neid vältida. Põhjapõdra silm on koroona valguse tajumisel 15 korda tundlikum inimsilmast ning aastaajalise sarakile muutuse käigus suureneb talvel silma retinaalne tundlikkus eriti.

Põhjapõdrad on võimelised tuvastama koroon valgust sadade meetrite kauguselt ning selle häiring võib segada looma keskendumist ja tekitada illusiooni liikumisest, mis suurendab looma valvsust ümbritseva keskkonna suhtes (Tyler *et al.*, 2016).

Mõned putukad, nagu näiteks karukimalased (*Bombus terrestris*), tajuvad taimede elektriväljasid ning seda võib pidada mesilaste üheks olulisemaks meeleorganiks (Balmori, 2015). Staatile magnetväli mõjutab putukate ööpäevaseid rütme, magnetilist tundlikkust ja orienteerumist fütokroomide abil (Yoshii *et al.*, 2009). Nõrgad raadiolained vähendavad ameerika prussakal (*Periplaneta americana*) geomagnetilise välja tajumist ning mobiilimastid sagedusega 900 MHz mõjutavad sipelgate närvirakke, eriti nägemis- ja haistmismäluga seotud (Vacha *et al.*, 2009; Cammaerts *et al.*, 2014). Mesilased on tundlikud pulseerivate elektromagnetiliste väljade osas, mida tekitavad mobiilimastid ning kahtlustatakse, et see on üks olulisemaid põhjuseid, miks meemesilaste kolooniate arvukus väheneb (Favre, 2011).

## 6. Keemiline reostus

Aastaks 2010 oli globaalse keemiatööstuse väärtus 4,12 triljonit dollarit ja see tõusis kümne aastaga 54% (UNEP, 2013). Kasvava keemiatööstusega suureneb loodusesse jõudvate keemiliste saasteainete hulk, mis mõjutavad organisme ka juba väiksete kontsentratsioonide korral (Saaristo *et al.*, 2018). Paljud teadusartiklid käsitlevad kindla keemilise ühendi mõju organismile, kuid looduses reostuse korral esinevad paljud keemilised ühendid koos, suurendades või vähendades üksteise mõju. Keemilised ühendid võivad loomade käitumist mõjutada nii otseselt kui ka kaudselt. Otseselt kahjustub organismide füsioloogia, mille käigus nõrgenevad ka sensoorsed ja kognitiivsed võimed ning tekivad muutused hormonaalsüsteemis ning metabolismis (Saaristo *et al.*, 2018). Kaudse efekti korral mõjutavad keemilised ühendid kindlat organismirühma või liiki, läbi teise liigi (Fleeger *et al.*, 2003). Olulised veeökosüsteemide reostajad on naftasaadused, näiteks polotsüklilised aromaatsed süsivesinikud (PAH), mille kontsentratsioon mõjutab kalade paiksust, põgenemiskäitumist ja ellujäämist. Lisaks mõjutavad PAH-d luukalade perifeerse närvisüsteemi arengut, kuid on suur tõenäosus, et kahjustada saab ka kesknärvisüsteem, muutes kalade käitumist ja olukordade hindamist (Johansen *et al.*, 2017).

Käitumine on füsioloogia, anatoomia ja neuroloogiliste protsesside koostöö tulem ning keemilised saastajad ei mõjuta loomade käitumist iseseisvalt, vaid koostoimes teiste keemiliste ühenditega (Saaristo *et al.*, 2018). Näiteks vähenes Kanadas nii tugeva reostusega tööstusalal kui ka olmeveega alal, ümarmudilate (*Neogobius melanostomus*) agressiivsus sõltumata erinevatest keskkondadest (Sopinka *et al.*, 2010). Katsed kaladega on näidanud, et tehaste heitevett ja rasestumisvastase pillide jääke sisaldava olmeveega kokkupuutel on kalade paaritumiskäitumine pärsitud, samuti ka pesaehitamine (Soeffker & Tyler, 2012). Ka putukamürgina kasutatav endosulfaan segab punatäpp-vesilikel (*Notophthalmus viridescens*) feromoonide tuvastamist, mille tagajärjel nõrgeneb suguline valik ja väheneb paarumisedukus (Park *et al.*, 2001). PCB-ga (polüklooritud bifenüülid) kokku puutunud kuldnokkade (*Sturnus vulgaris*) aktiivsus vähenes ning kadus ka rändeks vajalik orienteerumisvõime (Flahr *et al.*, 2015). Keemilised saastajad võivad muuta ka agressiivsust ja isendite hierarhiat sotsiaalsetel liikidel (Saaristo *et al.*, 2018). Näiteks olid vikerforellid peale kaadiumiga kokkupuudet vähem agressiivsed rivaalide osas ja selle

tagajärjel kujunes dominantsus hierarhias kiiremini (Sloman, 2007). Putukad kasutavad liigikaaslaste ning teiste liikide äratundmiseks keemilisi signaale, kuid keemiline reostus mõjub otseselt keemiliste signaalide struktuurile ja on maskeeriva toimega (Henneken & Jones, 2017). McFrederick *et al.* (2009) näitas, et õhu reostusel on tugev mõju keemiliste signaalide levikule ning kõige rohkem mõjutab see pikamaasignaale (ingl. *long-range chemical orientation signals*), mida kasutatakse pikkade vahemaade läbimiseks. Abiootilist keskkonda reostavad keemilised ühendid võivad juba madalatel kontsentratsioonidel toimida teabe segajatena ja blokeerida feromoonide levikut (Lürling & Scheffer, 2007). Näiteks võivad väga madalal kontsentratsioonil endokriinsüsteemi tööd blokeerivad pestitsiidid nõrgendada emaste putukate sigimiskäitumist ning isaste huvi emaste feromoonide vastu (Fox, 2004). Ravim *Ivermektiin* on kasutusel koduloomade endo- ja ektoparasiitide ohjamiseks, kuid see mõjutab ka mardika *Scarabaeus cicatricosus* võimet tajuda keemilisi signaale ja juba väikene doos kahjustab mardikate haistmismeelt (Verdú *et al.*, 2015)

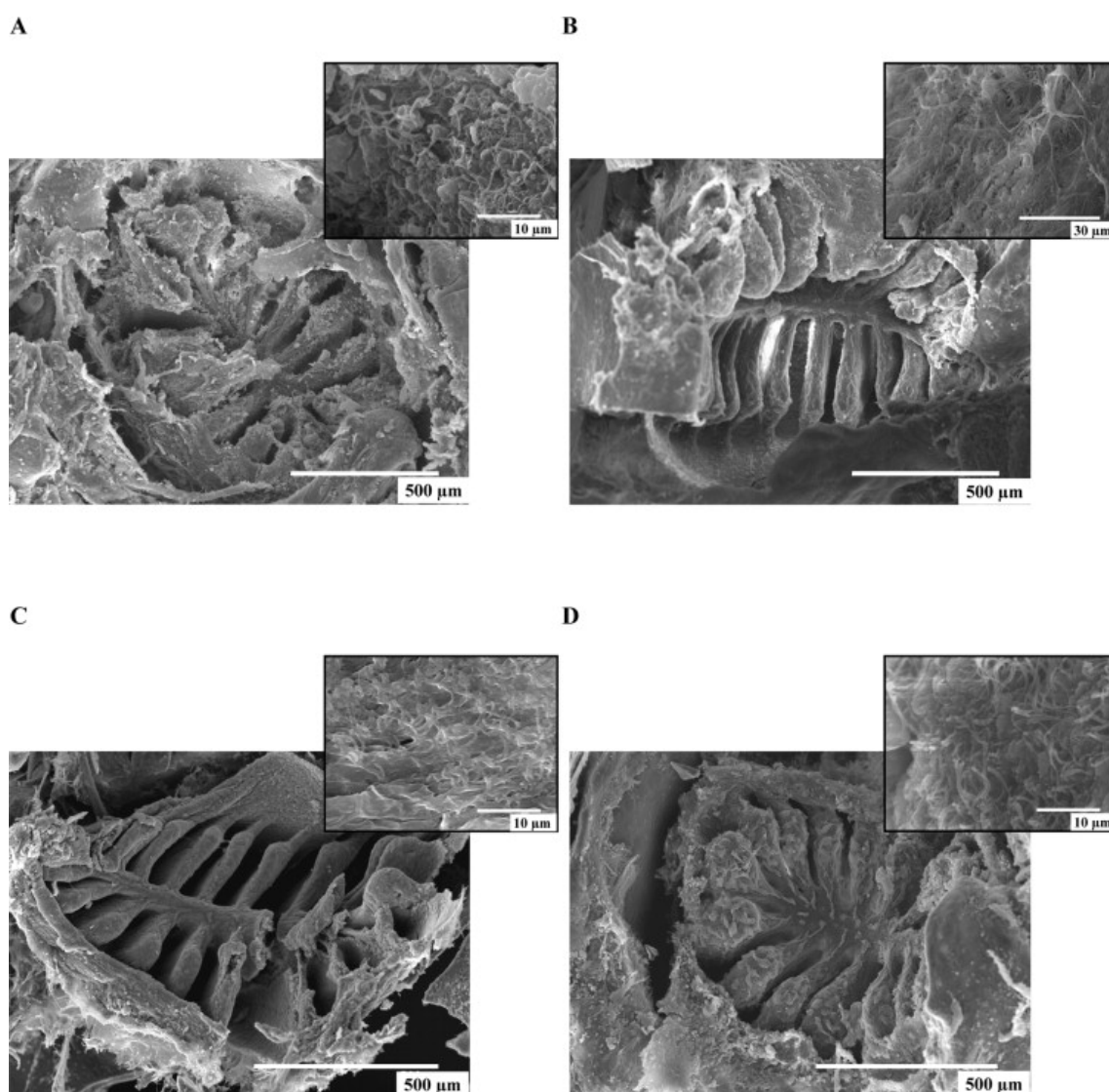
Keemilised mürgid võivad kiskjale ja saakloomale mõjuda erinevalt, muutes seeläbi nende vahelist dünaamikat. Reeves *et al.* (2011) näitas, et vask mõjutab konna *Rana sylvatica* kullestel kiskja signaalide tuvastamist ja käitumist. Madal, kuid keskkonna seisukohast oluline vase kontsentratsioon (5 lg/L), ei takistanud kullestel kiskja tuvastamist, kuid muutis oluliselt nende käitumist – aktiivsus vähenes ja muutus mikroelupaiga kasutus. Vase ja kiskja signaali koos esinemisel vähenes kulleste aktiivsus oluliselt just elu algstaadiumites, muutes nad kiskjatele kergemini kättesaadavaks. Polo-Cavia *et al.*, (2016) korraldasid katse, kus uurisid keemiliselt muudetud keskkonnas *Pelobates cultripes* kulleste käitumist kiskja signaalidele. Sarnaselt *Rana sylvatica* kullestele, vähenes ka *Pelobates cultripes* kulleste ujumisaktiivsus 44%. Kulleled ei reageerinud kiskja signaalidele kui vees esinesid humiinhapped või ammooniumnitraat, mis viitab sellele, et kullestel halvenes haistmine. Humiinhapped vähendavad kuldkalade (*Carassius auratus*) ja teiste luukalade feromoonide tuvastamist ning soodustavad kalade hübriidisatsiooni, vähendades emaste partnerivaliku eelistusi ja segades liigikaaslaste keemiliste signaalide äratundmist (Hubbard *et al.*, 2002; Fabian *et al.*, 2007).

Põllumajanduse, ravimi- ja muu tööstustegevuse tõttu halveneb veekogude kvaliteet, sest suureneb eutrofeerumine, setete kuhjumine ning metallide ja keemiliste ühendite reostus (Kelley *et al.*, 2018). Saasteained vähendavad kalade haistmismeele tundlikkust ja

muudavad läbi selle kalade käitumist (Tierney *et al.*, 2010). LAS (*linear alkylbenzene sulfonate*), mida leidub kodukeemias ja pesuvahendites, kahjustab kala *Ictalurus natalis* maitsmisretseptoreid, mille tagajärjel väheneb kala aktiivsus. Lisaks kahjustab LAS arktika paalia (*Salvelinus alpinus*) haistmist, vähendades huvi liigikaaslaste keemiliste signaalide vastu (Olsen & Hoglund, 1985). Kalade haistmismeel koosneb mitmetest erinevatest sensoorsetest närvirakkudest (OSN) (Zielinski & Hara, 2006). Lõhnaained L-alaniin ja TCA võivad kaladel aktiveerida kas siledapinnalised, või mikrovillused OSN-d (Dew, *et al.*, 2014). Dew *et al.* (2014) katsed түseda tõmpnina (*Pimephales promelas*) ja kollase ahvenaga (*Perca flavescens*) näitasid, et nikkel kahjustas mikrovilluseid OSN-rakke, samas kui vask seostus siledapinnaliste OSN-ga. Vasega kokkupuutudes ei suutnud tõmpnina eristada liigikaaslase signaale, samas kui nikkel liigikaaslaste eristamist ei mõjutanud. Katse põhjal võib väita, et vasereostus on kaladele ohtlikum kui niklireostus. Vase mõjul võib түсeda tõmpnina (*Pimephales promelas*) lõhnataju olla pärsitud kümnest minutist kuni 96 tunnini. (Dew *et al.*, 2012). Samuti väheneb kisutši (*Oncorhynchus kisutch*) haistmine ning madal vase kontsentratsioon inhibeerib kiskjavastast käitumist (McIntyre *et al.*, 2012). Erinevalt vasest on nikli mõju veeorganismidele vähe uuritud, kuigi seda leidub tihti asustuste lähedastes veekogudes (Pyle & Couture, 2012). Vähi *Orconectes rusticus* liikumiskiirus toiduallika suunas ja pöörete tegemine voolu suhtes muutus sõltuvalt vase kontsentratsioonile vees – vask segas signaalide tuvastamist ning töötlemist, mille tagajärjel vähenes toitumisedukus (Lahman *et al.*, 2015). Tsink kahjustab tugevalt lõhnataju, kuigi selle täpne toime haistmisorganite kudede le on teadmata (Hentig & Byrd-Jacobs, 2016). Peale kahte päeva tsinksulfaadiga kokku puutumist kahjustus vöödiliste daaniote (*Danio rerio*) haistmissibul ning kaladel kadus võime omastada sapisoolasid. Haistmisorganite morfoloogia hakkas järgmiste päevade jooksul normaliseeruma, kuid sapisoolade omastamine oli pärsitud ka veel 14 päeva hiljem (Hentig & Byrd-Jacobs, 2016).

Kalade küljejoon on äärmiselt tundlik meeleorgan, olles eriti tundlik toksiliste ainete osas (Montgomery *et al.*, 2006). Vask ja kaadmium ning süsteetilised BPA ja PCB, mida kasutatakse elektritööstuses, kahjustavad kalade küljejoone tundlikkust. Näiteks vähenes CuSO<sub>4</sub> ja AgNO<sub>3</sub> tõttu vöödilise daanio küljejoone neuromastide arv, mille tõttu ei suutnud daaniod enam reotaksise abil orienteeruda (McNeil *et al.*, 2014). Lisaks kahjustavad neuromaste ka teatud antibiootikumid ja koobalt, muutes kalamaimude toitumiskäitumist ja kiskjate vältimist ning vähendades sellega nende ellujäämust (Siebeck *et al.*, 2015).

Skaneeriva elektronmikroskoobi uuring uraaniumioonide mõjust vöödilise daanio (*Danio rerio*) haistmisele ja küljejoone funktsioneerimisele, mille käigus hoiti kalu 10 päeva järjest  $250 \mu\text{g L}^{-1}$  uraani kontsentratsiooniga vees ja sellele järgnes 23 päeva kestev puhastusperiood, näitas et (**Joonis 14**) uraani mõjul kahjustusid haistmisorganite ja küljejoone rakud ning mõju oli nähtav alates kolmandast päevast. Katse lõpuks olid küljejoone neuromastid taastunud umbes 80%-i ulatuses. Haistmisorganite taastumine võttis kauem aega, kuna uraan hävitas rohkem kui pooled haistmisrosetid (ingl. *olfactory rosettes*) (Faucher *et al.*, 2012).



**Joonis 14.** Elektronmikroskoobiga tehtud pildid uraani mõjust haistmisrosettidele. Pildid on tehtud peale 10 päeva uraaniga kokkupuutumist. Taastumisperiood jaguneb ajaliselt: (A) 4 päeva peale uraaniga kokkupuudet, (B) 11 päeva peale uraaniga kokkupuudet, (C) 18 päeva peale uraaniga kokkupuudet, (D) 23 päeva peale uraaniga kokkupuudet (Faucher *et al.*, 2012).

## Kokkuvõte

Rahvaarvu suurenemisega kaasnevad globaalsed keskkonnamuutused mõjutavad liike väga erinevatel tasemetel. Sensorne süsteem ehk meeled – lõhnataju, kuulmine, haistmine, nägemine, kompimine – on hädavajalikud, et tuvastada eluks vajalikke signaale. Signaalid võimaldavad isenditel vältida kisklust, leida paarilisi, ära tunda oma liigikaaslasi, toituda ja kaitsta kodupiirkonda (Kelley *et al.*, 2018). Inimese põhjustatud keskkonnamuutused mõjutavad akustiliste, visuaalsete ja keemiliste signaalide tuvastamist nii maismaa- kui ka veeorganismidel (Halfwerk & Slabbekoorn, 2015).

Töö eesmärgiks oli tõstatada lisaks senistele uuringutele veel võimalikke uurimisprobleeme. Palju on uuritud ühe stressori (kõrge temperatuur, müra jne) mõju organismile, kuid looduslikus keskkonnas esinevad tihti need stressorid koos. Seetõttu tuleks keskenduda üldisemale pildile ja uurida stressorite koosmõju loomade käitumisele. Lisaks kasutatakse tihti uurimustes kindlaid mudelliike, kuna nende tunnuseid on mugavam uurida. Tulevikus tuleks uuritavate liikide nimekirja laiendada, kuna muidu puuduvad teadmised tundlike ja kaitset vajavate liikide kohta. Keskkonnamuutuste mõju närvisüsteemile ja neurotransmitteritele on veel vähe uuritud, kuid see on oluline mõistmaks organismide vastuseid häiringutele. Hapestumist käsitlevad uuringud keskenduvad vähestele liikidele või populatsioonidele, kuid oleks vaja globaalset lähenemist, mis võtaks kokku kogu antropogeense mõju mere ökosüsteemile. Samuti oleks oluline uurida, kuidas hapestumine mõjub erinevatel sügavustel elutsevatele organismidele. Tehisvalgustuse mõju uuringud keskenduvad samuti kindlatele liikidele, kuid oleks vaja uurimust, mis hõlmab populatsiooni ja ökosüsteemi tasandeid. Lisaks oleks oluline teada, kuidas valgus koos müraga kujundavad evolutsioonis looduslikku valikut, sest häiritud keskkonnas muutuvad sugulise valiku tingimused. Elupaikade fragmenteerumise ja muutumise käigus oleks oluline kindlaks teha, milliste kriteeriumite alusel loomad elupaikade kvaliteeti hindavad, et kindlustada taastatud elupaikade asustamise. Keemilise reostuse korral keskendutakse tavaliselt kindlale keemilisele ühendile, kuid looduses on ühendid koosmõjus teistega, mistõttu oleks vaja laiemat käsitlust.

Temperatuuritõus võib otseselt ja kaudselt mõjutada meeleorganite tööd ja kognitiivset võimekust (O'Donnell, 2018). Kõrge temperatuur mõjutab enim keemiliste signaalide levikut, kuid ka akustiliste signaalide kandumist vees ja õhus. Temperatuuritõus on üks märgatavamaid muutusi Maal, mistõttu on selle mõju keskkonnale ja biosfäärile palju uuritud. Uuritud liikide nimekiri on lai, hõlmates mitmeid erinevaid loomarühmi. Kliimaga

seotud probleem on veekogude hapestumine, kus lisaks ookeanidele on mõjutatud ka mageveekogud. Sarnaselt temperatuuritõusule, kahjustab hapestumine keemiliste signaalide kandumist vees ning kalade haistmismeelt. Lisaks mõjutab hapestumine ka kaudselt akustiliste signaalide levikut, kahjustades luukalade otoliite, mille käigus muutub kuulmisulatus. Hapestumise mõju on palju uuritud just luukaladel, kuid väga vähe teavet on ookeanide selgrootute kohta.

Antropogeenne müra maskeerib eluks olulisi signaale, sest sel on signaalidega sama sagedus. Müral on kõige tugevam mõju akustiliselt levivatele signaalidele, kuid teatud putukaliikidel on lisaks häiritud ka vibratsiooni tajumine. Palju leiab teavet kalade, mereimetajate ja lindude akustiliste signaalide kohta, samas kui mereputukate- ja roomajate kohta seda napib. Kunstlik valgus mõjutab organismide fenoloogiat, kiskja-saaklooma suhet, ööpäevaseid rütme, öist puhkamist ja rännet. Valgus mõjutab kõige tugevamalt visuaalseid signaale, kuid mõjutatud on ka keemilised signaalid ja magnetiline orienteerumine. Valguse mõju on rohkem uuritud maismaa ökosüsteemides, kuna veeökosüsteemides levib valgus halvemini kui õhus. Uuritavateks objektideks on enamasti linnud ja nahkhiired, kuid leiab ka rannikulähedastes vetes elavaid kalu käsitlevaid uuringuid.

Elektromagnetiline müra on kõikjal elektrooniliste seadmete läheduses, mõjutades loomade füsioloogiat ning orienteerumist. Võrreldes näiteks kuulmise ja nägemisega on elektriväljade- ja magnetväljade tajumine inimesele raskemini mõistetav, mistõttu leidub teavet nende meeleeelundite kohta vähem. Siiski käsitlevad paljud uuringud elektromagnetilise müra mõju rändlindudele ja putukatele.

Elupaiga killustumine mõjutab kiskja ja saaklooma suhet ning vähendab isendite konkurentsist tingitud ellujäämust. Elupaikade fragmenteerumine ja kadumine/muutumine mõjutavad kas otseselt või kaudselt kõikide signaalide levikut. Kirjandusest leiab rohkem teavet veeökosüsteemide kohta. Elupaika võib kahjustada ka keemiline reostus, mis mõjutab organismide füsioloogiat ning liikidevahelisi suhteid. Keemilise reostuse korral on häiritud keemiliste signaalide tuvastamine, kuna keemilised ühendid mõjuvad nii signaali molekulile, kui ka haistmisorganitele. Uuritavateks objektideks on enamasti kalad, kuna veekogude reostus esineb rohkem, samas leiab teavet ka näiteks lindude kohta.



## Summary

The increasing population of humans is accompanied by global environmental changes that affect species at very different levels. The senses - olfaction, audition, vision and mechanosensation - are essential for detecting the various signals necessary for life. Signals enable individuals to avoid predation, find a mating partner, recognize a member of the same species, feed and protect their territory (Kelley *et al.*, 2018). Human-induced environmental changes affect the detection of acoustic, visual and chemical signals on both terrestrial and aquatic organisms (Halfwerk & Slabbekoorn, 2015).

The aim of this bachelor's thesis was to raise potential problems for research. In many cases the research is focused on the effects that one stressor (high temperature, noise, etc.) has on an organism, but in the natural environment these stressors often present simultaneously. Therefore, the focus should be on the co-existence of stressors and their impact on animal behaviour. In addition, certain species are often used as model organisms, as their characteristics are more convenient for research. In the future, that list of species needs to be expanded, as otherwise there will be a lack of knowledge on sensitive species that require a more thorough approach for protection. The impact of environmental change on the nervous system and neurotransmitters has not yet been thoroughly studied, but it is an important basis for understanding how organisms respond to environmental disturbances. Many studies about acidification address the sole effects that environmental disturbances have on an individual or population, but the approach should be global and involve all anthropogenic effects on the marine ecosystem. Furthermore, more studies are necessary to assess how acidification affects organisms at different depths. The impact of artificial lighting usually focuses on a particular species, but there is a need for studies that integrate the effects of artificial light on population and ecosystem levels. We need to widen our understanding on how light and noise are starting to shape the natural selection in evolution, as the conditions of sexual choice change in a disturbed environment. In the course of habitat fragmentation and alteration, it is important to determine the criteria by which animals assess the quality of their habitats, in order to ensure that reintroduction to restored habitats is successful. In the case of chemical pollution, the focus is usually on a particular chemical compound, but in nature, the compound is in conjunction with other compounds, therefore a broader approach is required.

Temperature rise can both directly and indirectly affect the function of the senses and cognitive ability (O'Donnell, 2018). High temperature has the most substantial impact on the distribution of chemical signals, but also affects transmission of acoustic signals in water and air. The rise in temperature is one of the most noticeable changes on Earth, so its impact on the environment and the biosphere has been thoroughly studied. The list of species used in research is broad, covering a wide range of animal groups. The acidification of water bodies is directly related to climate problems, it affects both oceans and freshwater. Similarly, to temperature rise, acidification damages the transmission of chemical signals in water and the olfactory senses of fish. In addition, acidification indirectly affects the transmission of acoustic signals, it detriments the otoliths of the bony fish, which results in a change of hearing range. The effect of acidification has been much studied in bony fish, but very little data is available about the various invertebrates that inhabit the oceans.

Anthropogenic noise masks essential signals, because it travels on the same frequency as the signals. Noise has the strongest impact on acoustically transmitted signals, but it also disturbs the perception of vibrations for some insect species. There is a lot of information about acoustic signals in fish, marine mammals and birds, but a lack of information on sea dwelling insects and reptiles. Artificial light affects the phenology, predator- prey relations, circadian rhythm, night rest and migration. Visual signals are most affected by light, but chemical signals and magnetic orientation are also affected. The effects of light are more studied on terrestrial ecosystems due to the issue of light scattering in aquatic ecosystems- it travels better in air than it does in the water. Birds and bats are the most used subjects, but there are published papers on fish that inhabit coastal waters.

Electromagnetic noise occurs anywhere near electronic devices, it affects the physiology of animals and their ability orientate. The perception of electric and magnetic fields is more complicated for people to understand, in comparison to auditory and visual cues, therefore the data on these senses is more scarcer. However, many studies address the impact of electromagnetic noise on migratory birds and insects.

Habitat fragmentation affects the relationship between predator and prey and reduces the competition driven survival of individuals. Fragmentation and disappearance/change of habitats affect the transmission of nearly all signals, either directly or indirectly. More

information on aquatic ecosystems can be found from literature. Another threat to the environment is chemical pollution, which affects the physiology of the organisms and inter-species relations. In the case of chemical pollution, the detection of chemical signals is disturbed, because chemical compounds act on both the signal molecule and on the olfactory sense. The most studied subjects are fish, because pollution often happens in aquatic environments, but there is also information about birds available.

## Tänuavaldus

Sooviks tänada oma suurepärast juhendajat Marko Mägi, kes oma toetava hoiakuga oli suureks abiks bakalaureuse töö valmimisel ning kelle suunamised ja parandused aitasid tööd paremaks kujundada.

Samuti sooviks tänada Olger Lehtsaart keelelise nõu eest.

## Kasutatud kirjandus

- Abrahams, M., Bassett, D. & Montgomery, J., 2017. Sensory Biology as a Risk Factor for Invasion Success and Native Fish Decline. *Transactions of the American Fisheries Society*, Kõide 146.
- André, M. et al., 2011. Low-frequency sounds induce acoustic trauma in cephalopods. *Frontiers in Ecology and the Environment*, Kõide 9, p. 489–493.
- Apfelbach, R. et al., 2005. The effects of predator odors in mammalian prey species: a review of field and laboratory studies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, Kõide 29, pp. 1123–1144.
- Baaren, v. J. & Candolin, U., 2018. Plasticity in a changing world: behavioural responses to human perturbations. *Current Opinion in Insect Science*, Kõide 27, p. 21–25.
- Badyaev, A., 2009. Evolutionary significance of phenotypic accommodation in novel environments: an empirical test of the Baldwin effect. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, Kõide 364, pp. 1125–1141.
- Baker, B. & Richardson, J., 2006. The effect of artificial light on male breeding-season behaviour in green frogs, *Rana clamitans melanota*. *Canadian Journal of Zoology*, Kõide 84, p. 1528–1532.
- Balmori, A., 2015. Anthropogenic radiofrequency electromagnetic fields as an emerging threat to wildlife orientation. *Science of The Total Environment*, Kõide 518–519, pp. 58–60.
- Bapary, M., Amin, M., Y., T. & A., T., 2011. The stimulatory effects of long wavelengths of light on the ovarian development in the tropical damselfish, *Chrysiptera cyanea*. *Aquaculture*, Kõide 314, p. 188–192.
- Barber, J., Crooks, K. & Fristrup, K., 2009. The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends in Ecology & Evolution*, Kõide 25, p. 180 – 189.
- Bargielowski, I. & Lounibos, L., 2016. Satyrization and satyrization-resistance in competitive displacements of invasive mosquito species. *Insect Science*, Kõide 23, pp. 162–174.
- Bartual, A. & Ortega, M., 2013. Temperature differentially affects the persistence of polyunsaturated aldehydes in seawater. *Environmental Chemistry*, Kõide 10, p. 403–408.
- Beaman, C. P., 2005. Auditory distraction from low-intensity noise: a review of the consequences for learning and workplace environments.. *Applied Cognitive Psychology*, Kõide 19, p. 1041–1064.
- Bedrosian, T., Fonken, L., Walton, J. & Nelson, R., 2011. Chronic exposure to dim light at night suppresses immune responses in Siberian hamsters. *Biology Letters*, Kõide 7, p. 468–471.
- Bignami, S. et al., 2013a. Ocean acidification alters the otoliths of a pantropical fish species with implications for sensory function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Kõide 110, p. 7366–7366.
- Borges, F. O. et al., 2019. Ocean warming and acidification may challenge the riverward migration of glass eels. *Biology letters*, Kõide 15.

- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L., 2011. *Principles of animal communication*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Bro-Jørgensen, J., 2010. Dynamics of multiple signalling systems: animal communication in a world in flux. *Trends in Ecology & Evolution*, Köide 25, p. 292–300.
- Brown, C., Burgess, F. & Braithwaite, V. A., 2007. Heritable and experiential effects on boldness in a tropical poeciliid. *Behav Ecol Sociobiol*, Köide 62, p. 237–243.
- Brown, G. E., 2003. Learning about danger: chemical alarm cues and local risk assessment in prey fishes. *Fish Fish*, Köide 4, p. 227–234.
- Brown, G. E. et al., 2002. The effects of reduced pH on chemical alarm signalling in ostariophysan fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Köide 59, p. 1331–1338.
- Brumm, H. & Slabbekoorn, H., 2005. Acoustic communication in noise. *Advances in the study of behavior*, Köide 35, pp. 151-209.
- Brumm, H. & Zollinger, S., 2011. The evolution of the Lombard effect: 100 years of psychoacoustic research. *Behaviour*, Köide 148, p. 1173 – 1198.
- Brungart, D. S., 2005. *Informational and energetic masking effects in multitalker speech perception..* Dordrecht: Kluwer Academic.
- Cabrera-Cruz, S., Smolinsky, J. & Buler, J., 2018. Light pollution is greatest within migration passage areas for nocturnally-migrating birds around the world. *Scientific Reports*, Köide 8.
- Cammaerts, M., Vandenbosch, G. & Volski, V., 2014. Effect of short-term GSM radiation at representative levels in society on a biological model: the ant *Myrmica sabuleti*. *Journal of Insect Behavior*, Köide 27, pp. 514-526.
- Carey, C., 2014. *Climate change, extinction risks, and reproduction of terrestrial vertebrates..* New York: Springer.
- Chaine, A. S. & Clobert, J., 2012. *Behavioural Responses to a Changing World; Dispersal*. s.l.:Oxford Scholarship Online.
- Chan, A.-H., Giraldo-Perez, P., Smith, S. & Blumstein, D., 2010. Anthropogenic noise affects risk assessment and attention: the distracted prey hypothesis. *Biology Letters*, Köide 6, pp. 458-461.
- Chapman, B. B., Morrell, L. J., Tosh, C. R. & Krause, J., 2010. Behavioural consequences of sensory plasticity in guppies. *Proceedings of the Royal Society B*, Köide 277, p. 1395–1401.
- Chung, W.-S. et al., 2014. Ocean acidification slows retinal function in a damselfish through interference with GABAA receptors.. *The Journal of Experimental Biology*, Köide 217, p. 323–326.
- Cinzano, P., Falchi, F. & Elvidge, C. D., 2001. The first World atlas of the artificial night sky brightness. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, Köide 328, p. 689–707.
- Collin & Hart, 2015. Vision and photoentrainment in fishes: the effects of natural and anthropogenic perturbation. *Integrative Zoology*, pp. 15-28.

- Colonus, H. & Diederich, A., 2004. Multisensory interaction in saccadic reaction time: a time-window-of-integration model. *Journal of cognitive neuroscience*, Köide 16, pp. 1000-1009.
- Conner, W. & Corcoran, A., 2012. Sound strategies: the 65 million-year-old battle between bats and insects. *Annual Review of Entomology*, Köide 57, p. 21–39.
- Cook, L., Grant, B., Saccheri, I. & Mallet, J., 2012. Selective bird predation on the peppered moth: the last experiment of Michael Majerus.. *Biology Letters*, Köide 8, p. 609–612.
- Coomes, C. M., Danner, R. M. & Derryberry, E. P., 2018. Elevated temperatures reduce discrimination between conspecific and heterospecific sexual signals. *Animal Behaviour*, Köide 147, pp. 9-15.
- Crain, C. M., Kroeker, K. & Halpern, B. S., 2008. Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecology Letters*, Köide 11, p. 1304–1315.
- Cronin, A. et al., 2019. Environmental heterogeneity alters mate choice behavior for multimodal signals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Köide 73.
- Dallalio, E. A., Brand, A. B. & Campbell Grant, E. H., 2017. Climate-Mediated Competition in a High-Elevation Salamander Community. *Journal of Herpetology*, Köide 51, pp. 190-196.
- Davies-Colley, R. J. & Smith, D. G., 2001. Turbidity, suspended sediment, and water clarity: a review.. *Journal of the American Water Resources Association*, Köide 37.
- Davies, T., Duffy, J., Bennie, J. & Gaston, K., 2014. The nature, extent, and ecological implications of marine light pollution. *Frontiers in Ecology and the Environment*, Köide 12, pp. 347-355.
- De Robertis, A., Ryer, C. H., Veloza, A. & Brodeur, R., 2003. Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish.. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Köide 60, p. 1517–1526.
- Delhey, K. & Peters, A., 2017. Conservation implications of anthropogenic impacts on visual communication and camouflage. *Conservation Biology*, Köide 31, pp. 30-39.
- Dell, A. I., Pawar, S. & Savage, V. M., 2014. Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy. *Journal of Animal Ecology*, Köide 83, pp. 70-84.
- Dell, A. I., S., P. & M., S. V., 2014. Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy. *Journal of Animal Ecology*, Köide 83, pp. 70-84.
- Dew, A., Azizishirazia, A. & Pyle, G., 2014. Contaminant-specific targeting of olfactory sensory neuron classes: Connecting neuron class impairment with behavioural deficits. *Chemosphere*, Köide 112, pp. 519-525.
- Dew, W., Wood, C. & Pyle, G., 2012. Effects of continuous copper exposure and calcium on the olfactory response of fathead minnows. *Environmental Science & Technology*, Köide 46, pp. 9019-9026.

- Diamond, S. E. et al., 2017. Heat tolerance predicts the importance of species interaction effects as the climate changes. *Integrative and Comparative Biology*, Köide 57, pp. 112-120.
- Dillon, M. E., Wang, G. & Huey, R. B., 2010. Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature*, Köide 467, pp. 704-706.
- Dittman, A. H. & Quinn, T. P., 1996. Homing in Pacific salmon: mechanisms and ecological basis. *Journal of Experimental Biology*, Köide 199, p. 83–91.
- Dixon, D. L., Munday, P. L. & Jones, G. P., 2010. Ocean acidification disrupts the innate ability of fish to detect predator olfactory cues. *Ecology Letters*, Köide 13, p. 68–75.
- Dominoni, D. et al., 2014. Individual-based measurement of light intensity provide new insights into the effects of artificial light at night on daily rhythms of urban-dwelling songbirds. *Journal of Animal Ecology*, Köide 83, p. 681–692.
- Dominoni, D. et al., 2013. Clocks for the city: circadian differences between forest and city songbirds. *Proceedings of the Royal Society B*, Köide 280.
- Donselaar, J. et al., 2018. Urbanization alters fear behavior in black-capped chickadees. *Urban Ecosystems*, Köide 21, p. 1043–1051.
- Dooling, R. J., Lohr, B. & Dent, M. L., 2000. *Hearing in birds and reptiles*. New York: Springer-Verlag.
- Drake, A. M., Kern, J. M. & Radford, A. N., 2016. Cross-modal impacts of anthropogenic noise on information use. *Current Biology*, Köide 26, pp. R911-R912.
- Dukas, R., 2004. Causes and consequences of limited attention.. *Brain, Behavior and Evolution*, Köide 63, p. 197–210.
- Edeline, E., Dufour, S. & P., E., 2009. *Proximate and ultimate control of eel continental dispersal. In Spawning migration of the European eel*. Dordrecht: Springer.
- Engels, S. et al., 2014. Anthropogenic electromagnetic noise disrupts magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature*, Köide 509, p. 353–356.
- Evans, M. & Moustakas, A., 2017. Plasticity in foraging behavior as a possible response to climate change. *Ecological Informatics*.
- Fabian, N. et al., 2007. Humic acid interferes with species recognition in zebrafish (*Danio rerio*). *Journal of Chemical Ecology*, Köide 33, pp. 2090-2096.
- Faucher, K., Floriani, M., Gilbin, R. & Adam-Guillermin, C., 2012. Uranium-induced sensory alterations in the zebrafish *Danio rerio*. *Aquatic Toxicology*, Köide 15, pp. 124-125.
- Favre, D., 2011. Mobile phone-induced honeybee worker piping. *Apidologie*, Köide 42, pp. 270-279.
- Feary, D. et al., 2014. Latitudinal shifts in coral reef fishes: why some species do and others do not shift.. *Fish Fish*, Köide 15, p. 593–615.



- Ferrari, M. C. et al., 2012a. Effects of ocean acidification on learning in coral reef fishes. *PLoS ONE*, Köide 7.
- Ferrari, M. C. O. et al., 2012b. Effects of ocean acidification on visual risk assessment in coral reef fishes.. *Functional Ecology*, Köide 26, p. 553–558.
- Ferrari, M., McCormick, M., Meekan, M. & Chivers, D., 2015. Background level of risk and the survival of predator-naïve prey: can neophobia compensate for predator naivety in juvenile coral reef fishes?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Köide 282.
- Ferrari, M., Wisenden, B. & Chivers, D., 2010. Chemical ecology of predator–prey interactions in aquatic ecosystems: a review and prospectus.. *Canadian Journal of Zoology*, Köide 88, p. 698–724.
- Fewtrell, J. L. & McCauley, R. D., 2012. Impact of air gun noise on the behaviour of marine fish squid. *Marine Pollution Bulletin*, Köide 64, p. 984–993.
- Fine, M. L. & Parmentier, E., 2015. *Mechanisms of fish sound production*. In F. Ladich (Ed.), *Sound communication in fishes*. Viin: Springer-Verlag.
- Flahr, L. et al., 2015. Developmental exposure to Aroclor 1254 alters migratory behavior in juvenile European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Environmental Science & Technology*, Köide 49, p. 6274–6283.
- Fleeger JW, C. K. N. R., 2003. Indirect effects of contaminants in aquatic ecosystems.. *Science of the Total Environment*, Köide 317, p. 207–233.
- Fox, J., 2004. Chemical communication threatened by endocrine-disrupting chemicals. *Environmental Health Perspectives*, Köide 112, pp. 648-653.
- Fox, R., 2013. The decline of moths in Great Britain: a review of possible causes. *nsect Conservation and Diversity*, Köide 6, p. 5–19.
- Gall, M., Ronald, K., Bestrom, E. & Lucas, J., 2012. Effects of habitat and urbanization on the active space of brown-headed cowbird song. *The Journal of the Acoustical Society of America*, Köide 132.
- Garstang, M., Fitzjarrald, D., Fristrup, K. & Brain, C., 2005. The daily cycle of low-frequency elephant calls and near-surface atmospheric conditions. *Earth Interactions*, Köide 9, pp. 1-21.
- Gaston, K., Bennie, J., Davies, T. & Hopkins, J., 2013. The ecological impacts of nighttime light pollution: a mechanistic appraisal. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, Köide 88, p. 912–927.
- Gaston, K. J., 2013. A green light for efficiency. *Nature*, Köide 497, p. 560–561.
- Gaston, K. J. et al., 2014. Human alteration of natural light cycles: causes and ecological consequences. *Oecologia*, Köide 176, p. 917–931.
- Gauthreaux, S. & Belser, C., 2006. *Effects of artificial night lighting on migrating birds*. Washington: Island Press.

- Gehring, J., Kerlinger, P. & Manville, A. I., 2009. Communication towers, lights, and birds: Successful methods of reducing the frequency of avian collisions. *Ecological Applications*, Köide 19, p. 505–514.
- Gerhardt, H. C. & Huber, F., 2002. *Acoustic communication in insects and anurans. Common problems and diverse solutions..* Chicago: The University of Chicago Press.
- Gienapp, P., 2012. *Behavioural Responses to a Changing World: Mechanisms and Consequences; Migration*. s.l.:Oxford Scholarship Online.
- Gill, A., Bartlett, M. & Thomsen, F., 2012. Potential interactions between diadromous fishes of U.K. conservation importance and the electromagnetic fields and subsea noise from marine renewable energy developments. *Journal of Fish Biology*, Köide 81, p. 664–695.
- Gilman, S. E., 2017. Predicting Indirect Effects of Predator–Prey Interactions. *Integrative and Comparative Biology*, Köide 57, pp. 148–158.
- Gomes, D. G. E. et al., 2016. Bats perceptually weight prey cues across sensory systems when hunting in noise. *Science*, Köide 353, pp. 1277–1280.
- Goodwin, E. et al., 2015. A framework to assess evolutionary responses to anthropogenic light and sound. *Trends in Ecology & Evolution*, Köide 30, pp. 550–560.
- Graham, T., Georges, A. & McElhinney, N., 1996. Terrestrial orientation by the eastern long-necked turtle, *Chelodina longicollis*, from Australia. *Journal of Herpetology*, Köide 30, pp. 467–477.
- Guerra, P. & Reppert, S., 2015. Sensory basis of lepidopteran migration: focus on the monarch butterfly. *Current Opinion in Neurobiology*, Köide 34, pp. 20–28.
- Gunderson, A. R., Tsukimura, B. & Stillman, J. H., 2017. Indirect Effects of Global Change: From Physiological and Behavioral Mechanisms to Ecological Consequences. *Integrative and Comparative Biology*, Köide 57, p. 48–54.
- Gunderson, A. & Stillman, J., 2015. Plasticity in thermal tolerance has limited potential to buffer ectotherms from global warming. *Proceedings of the Royal Society B*, Köide 282.
- Gwinner, E. & Brandstätter, R., 2001. Complex bird clocks. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, Köide 365, pp. 1801–1810.
- Gwynne, D. & Rentz, D., 1983. Beetles on the bottle: male buprestids mistake stubbies for females (Coleoptera). *Journal of the Australian Entomologic Society*, Köide 22, p. 79–80.
- Güneralp, B. & Seto, K., 2013. Futures of global urban expansion: uncertainties and implications for biodiversity conservation. *Environmental Research Letters*, Köide 8.
- Hale, R., Piggott, J. J. & Swearer, S. E., 2017. Describing and understanding behavioral responses to multiple stressors and multiple stimuli. *Ecology and Evolution*, Köide 7, p. 38–47.
- Halfwerk, W., Holleman, L. J. M., Lessells, C. M. & Slabbekoorn, H., 2011. Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *Journal of Applied Ecology*, Köide 48, pp. 2010–2019.

- Halfwerk, W. et al., 2014. Crossmodal comparisons of signal components allow for relative distance assessment. *Current Biology*, Köide 24, p. 1751–1755.
- Halfwerk, W. & Slabbekoorn, H., 2015. Pollution going multimodal: the complex impact of the human-altered sensory environment on animal perception and performance. *Biology Letters*, Köide 11.
- Halvorsen, M. et al., 2012. Effects of exposure to pile-driving sounds on the lake sturgeon, Nile tilapia and hogchoker. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, Köide 279, p. 4705 – 4714.
- Hanna, D., Blouin-Demers, G., Wilson, D. R. & Mennill, D. J., 2011. Anthropogenic noise affects song structure in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *The Journal of Experimental Biology*, Köide 214, p. 3549–3556.
- Harris, S., Ramnarine, I. W., Smith, H. G. & Pettersson, L. B., 2010. Picking personalities apart: estimating the influence of predation, sex and body size on boldness in the guppy *Poecilia reticulata*. *Oikos*, Köide 119, p. 1711–1718.
- Hawkins, A. D. & Popper, A. N., 2014. Assessing the impacts of underwater sounds on fishes and other forms of marine life. *The Journal of the Acoustical Society of America*, Köide 10, p. 30–41.
- Hayes, A. & Huntly, N., 2005. Effects of wind on the behavior and call transmission of pikas (*Ochotona princeps*). *Journal of Mammalogy*, Köide 86, pp. 974–981.
- Hebets, E. A. B. B. et al., 2016. A systems approach to animal communication. *Proceedings of the Royal Society*, Köide 283.
- Hebets, E. et al., 2016. A systems approach to animal communication. *Proceedings of the Royal Society B*, Köide 283.
- Hellström, G. et al., 2016. GABAergic anxiolytic drug in water increases migration behaviour in salmon. *Nature Communications*, Köide 7.
- Henneken, J. & Jones, T., 2017. Pheromones-based sexual selection in a rapidly changing world. *Current Opinion in Insect Science*, Köide 24, pp. 84–88.
- Hentig, J. & Byrd-Jacobs, C., 2016. Exposure to Zinc Sulfate Results in Differential Effects on Olfactory Sensory Neuron Subtypes in Adult Zebrafish. *International Journal of Molecular Sciences*, Köide 17.
- Heuer, R. M. et al., 2016. Altered brain ion gradients following compensation for elevated CO<sub>2</sub> are linked to behavioural alterations in a coral reef fish.. *Scientific Reports*, Köide 6.
- Hill, P., 2009. How do animals use substrate-borne vibrations as an information source?. *Naturwissenschaften*, Köide 96, pp. 1355–1371.
- Hodgson, S. et al., 2006. Marine and freshwater climatic factors affecting interannual variation in the timing of return migration to fresh water of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Fisheries Oceanography*, Köide 15, p. 1–24.

Hoegh-Guldberg, O. et al., 2007. Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science*, Köide 318, pp. 1737-1742.

Hoekstra, J., Boucher, T., Ricketts, T. & Roberts, C., 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection.. *Ecology Letters*, Köide 8, p. 23–29.

Holles, S. H. et al., 2013. Boat noise disrupts orientation behaviour in a coral reef fish. *Marine Ecology Progress Series*, Köide 485, p. 295–300.

Holt, M. M., Noren, D. P. & Emmons, C. K., 2011. Effects of noise levels and call types on the source levels of killer whale calls.. *Journal of the Acoustical Society of America*, Köide 130, p. 3100–3106.

Horvath, G. B. B. & M. G., 1998. Dragonflies find crude oil visually more attractive than water: multiple-choice experiments on dragonfly polarotaxis.. *Naturwissenschaften*, Köide 85, p. 292–297.

Hubbard, P., Barata, E. & Canario, A., 2002. Possible disruption of pheromonal communication by humic acid in the goldfish, *Carassius auratus*. *Aquatic Toxicology*, Köide 60, pp. 169-183.

Huey, R. et al., 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, Köide 276, pp. 1939-1948.

Iglesias-Carrasco, M., Head, M. L., Martín, J. & Cabido, C., 2018. Increased temperature disrupts chemical communication in some species but not others: The importance of local adaptation and distribution. *Ecology and Evolution*, Köide 8, pp. 1031-1042.

Iverson, J., Prosser, R. & Dalton, E., 2009. Orientation in juveniles of a semiaquatic turtle, *Kinosternon flavescens*. *Herpetologica*, Köide 65, pp. 237-245.

Jeffrey, J. et al., 2015. Linking Landscape-Scale Disturbances to Stress and Condition of Fish: Implications for Restoration and Conservation. *Integrative and Comparative Biology*, Köide 55, p. 618–630.

Jiahuan, R. et al., 2018. Ocean Acidification Impairs Foraging Behavior by Interfering With Olfactory Neural Signal Transduction in Black Sea Bream, *Acanthopagrus schlegelii*. *Frontiers in Physiology*, Köide 9.

Johansen, J. L., Allan, B. J. M., Rummer, J. L. & Esbaugh, A. J., 2017. Oil exposure disrupts early life-history stages of coral reef fishes via behavioural impairments. *Nature Ecology and Evolution*, Köide 1, p. 1146–1152.

Jong, d. M. et al., 2016. Dose-dependent responses of avian daily rhythms to artificial light at night. *Physiology & Behavior*, Köide 155, pp. 172-179.

Kelley, J., Chapuis, L., Davies, W. & Collin, S., 2018. Sensory System Responses to Human-Induced Environmental Change. *Frontiers in Ecology and Evolution*.

Kelley, J., Grierson, P., Collin, S. & Davies, P., 2018. Habitat disruption and the identification and management of functional trait changes. *Fish and Fisheries*, Köide 19, pp. 716-728.

- Kempenaers, B. et al., 2010. Artificial Night Lighting Affects Dawn Song, Extra-Pair Siring Success, and Lay Date in Songbirds. *Current Biology*, Köide 20, pp. 1735-1739.
- Kirschvink, J., 2014. Radio waves zap the biomagnetic compass. *Nature*, Köide 509, p. 296–297.
- Komak, S., Boal, J. G., Dickel, L. & Budelmann, B. U., 2005. Behavioural responses of juvenile cuttlefish (*Sepia officinalis*) to local water movements. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, Köide 38, p. 117–125.
- Kunc, H. P. et al., 2014. Anthropogenic noise affects behavior across sensory modalities. *The American Naturalist*, Köide 184, p. E93–E100.
- Kurvers, R. H. J. M. et al., 2018. Artificial Light at Night Affects Emergence from a Refuge and Space Use in Guppies. *Scientific Reports*, Köide 8.
- Kyba, C., Tong, K., Bennie, J. & Birriel, I. e. a., 2015. Worldwide variations in artificial skyglow. *Scientific Reports*, Köide 5.
- Ladich, F., 2014. Fish bioacoustics. *Current Opinion in Neurobiology*, Köide 28, p. 121–127.
- Ladich, F., 2018. Acoustic communication in fishes: Temperature plays a role. *Fish and Fisheries*, Köide 19, pp. 598-612.
- Ladich, F. & Fay, R. R., 2013. Auditory evoked potential audiometry in fish.. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, Köide 23, p. 317–364.
- Lahman, S., Trent, K. & Moore, P., 2015. Sublethal copper toxicity impairs chemical orientation in the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, Köide 113, pp. 369-377.
- Lampe, T. U., Schmoll, A. F. & Reinhold, K., 2012. Staying tuned: grasshoppers from noisy roadside habitats produce courtship signals with elevated frequency components. *Functional Ecology*, Köide 26, pp. 1348-1354.
- Langridge, K. V., 2009. Cuttlefish use startle displays, but not against large predators. *Animal Behaviour*, Köide 77, p. 847–856.
- Laundré, J., Hernández, L. & Ripple, W., 2010. The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *The Open Ecology Journal*, Köide 3, pp. 1-7.
- Leduc, A. O. H. C., Roh, E. & Brown, G. E., 2009. Effects of acid rainfall on juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) antipredator behaviour: loss of chemical alarm function and potential survival consequences during predation. *Marine and Freshwater Research*, Köide 60, p. 1223–1230.
- Leis, J., Siebeck, U. & Dixon, D., 2011a. How Nemo finds home: the neuroecology of dispersal and of population connectivity in larvae of marine fishes. *Integrative and Comparative Biology*, Köide 51, p. 826–843.

- Leonardos, I. K. I., Tsoumani, M. & Economidis, P., 2008. Fish fauna in a protected Greek lake: biodiversity, introduced fish species over an 80-year period and their impacts on the ecosystem. *Ecology of Freshwater Fish*, Köide 17, p. 165–173.
- Lewanzik, D. & Voigt, C., 2014. Artificial light puts ecosystem services of frugivorous bats at risk.. *Journal of Applied Ecology*, Köide 51, p. 388–394.
- Lewis, S., 2009. *Bioluminescence and sexual signaling in fireflies*. Kerala, India: Research Signpost.
- Lima, S., Blackwell, B., DeVault, T. & Fernández-Juricic, E., 2014. Animal reactions to oncoming vehicles: a conceptual review. *Biological reviews*, Köide 90, pp. 60-76.
- Lind, J. ..., 2005. Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behavioral Ecology*, Köide 16, p. 945 – 956.
- Lohmann, K. J., Lohmann, C. M. F. & Endres, C. S., 2008. The sensory ecology of ocean navigation. *Journal of Experimental Biology*, Köide 211, p. 1719–1728.
- Lohr, B., Wright, T. F. & Dooling, R. J., 2003. Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal. *Animal Behaviour*, Köide 65, p. 763–777.
- Longcore, T. & Rich, C., 2017. *Artificial Night Lighting and Protected Lands: Ecological Effects and Management Approaches*. ort Collins, Colorado: National Park Service: Natural Resource Report .
- Longcore, T. et al., 2018. Rapid assessment of lamp spectrum to quantify ecological effects of light at night. *JEZ-A*, Köide 329, pp. 511-521.
- Lovich, J. & Ennen, J., 2013. Assessing the state of knowledge of utility-scale wind energy development and operation on non-volant terrestrial and marine wildlife. *Applied Energy*, Köide 103, pp. 52-60.
- Lowry, H., Lill, A. & Wong, B., 2012. How noisy does a noisy miner have to be? Amplitude adjustments of alarm calls in an avian urban ‘adapter’. *PLoS One*, Köide 7.
- Lowther, P. E., 1993. Brown-headed cowbird (*Molothrus ater*). *The Birds of North America Online*.
- Luo, J. et al., 2014. Global warming alters sound transmission: differential impact on the prey detection ability of echolocating bats. *Journal of the royal society interface*, Köide 11.
- Lönnstedt, O. & McCormick, M., 2015. Damsel in distress: captured damselfish prey emit chemical cues that attract secondary predators and improve escape chances. *Proceedings of the Royal Society*, Köide 282.
- Lürling, M. & Scheffer, M., 2007. Info-disruption: pollution and the transfer of chemical information between organisms. *Trends in Ecology & Evolution*, Köide 22, pp. 374-379.
- Lynch, E. et al., 2015. Landscape and anthropogenic features influence the use of auditory vigilance by mule deer. *Behavioral Ecology*, Köide 26.
- Marshall, J., 2017. Vision and lack of vision in the ocean. *Current Biology*, Köide 11, pp. R494-R502.

- McAlpine, C., Catterall, C., Nally, R. & al., e., 2016. Integrating plant- and animal-based perspectives for more effective restoration of biodiversity.. *Frontiers in Ecology and the Environment*, Kõide 14, p. 37–45.
- McCauley, R. D. et al., 2017. Widely used marine seismic survey air gun operations negatively impact zooplankton. *Nature Ecology and Evolution*.
- McCormick, M., 2009. Behaviourally mediated phenotypic selection in a disturbed coral reef environment. *PlosOne*, Kõide 8.
- McCormick, M., Chivers, D., Allan, B. & Ferrari, M., 2016. Habitat degradation disrupts neophobia in juvenile coral reef fish. *Global Change Biology*, Kõide 23, pp. 719-727.
- McCormick, M. & Lönnstedt, O., 2016. Disrupted learning: habitat degradation impairs crucial antipredator responses in naive prey. *Proceedings of the Royal Society*.
- McFrederick, Q. et al., 2009. Effects of air pollution on biogenic volatiles and ecological interactions. *Oecologia*, Kõide 160, pp. 411-420.
- Mcgurk, H. & Macdonald, J., 1976. Hearing lips and seeing voices. *Nature*, Kõide 264, p. 746–748.
- McIntyre, J., Baldwin, D. & Beauchamp, D., 2012. Low-level copper exposures increase visibility and vulnerability of juvenile coho salmon to cutthroat trout predators. *Ecological Applications*, Kõide 22, pp. 1460-1471.
- McNeil, P. L. et al., 2014. Effects of metal nanoparticles on the lateral line system and behaviour in early life stages of zebrafish (*Danio rerio*). *Aquatic Toxicology*, Kõide 152, p. 318–323.
- McNett, G., Luan, L. & Cocroft, R., 2010. Wind-induced noise alters signaler and receiver behavior in vibrational communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Kõide 64, pp. 2043-2051.
- Mignatti, A., Boag, B. & Cattadori, I. M., 2016. Host immunity shapes the impact of climate changes on the dynamics of parasite infections. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.
- Miller, M. W., 2006. Apparent Effects of Light Pollution on Singing Behavior of American Robins. *The Condor*, Kõide 108, pp. 130-139.
- Minnaar, C. et al., 2014. Stacking the odds: light pollution may shift the balance in an ancient predator–prey arms race. *Journal of Applied Ecology*.
- Montgomery, J. et al., 2006. Sound as an orientation cue for the pelagic larvae of reef fishes and decapod crustaceans. *Advances in Marine Biology*, Kõide 51, p. 143–196.
- Moore, B. C. J., 2012. *An introduction to the psychology of hearing*.. Sixth edition toim. Bingley: Emerald Group Publishing Limited.
- Munday, P. et al., 2014. Behavioural impairment in reef fishes caused by ocean acidification at CO<sub>2</sub> seeps. *Nature Climate Change*, Kõide 4, p. 487–492.

- Munday, P. L. et al., 2009b. Ocean acidification impairs olfactory discrimination and homing ability of a marine fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Köide 106, p. 1848–1852.
- Munday, P. L. et al., 2010. Replenishment of fish populations is threatened by ocean acidification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Köide 107, p. 12930–12934.
- Niven, J. E. & Laughlin, S. B., 2008. Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems. *The Journal of Experimental Biology*, Köide 211, pp. 1792–1804.
- O'Donnell, S., 2018. The neurobiology of climate change. *The Science of Nature*, Köide 105.
- Olsen, K. H. & Hoglund, L. B., 1985. Reduction by a surfactant of olfactory mediated attraction between juveniles of arctic charr, *Salvelinus-alpinus* (L). *Aquatic Toxicology*, Köide 6, p. 57–69.
- Otovic, P. & Partan, S., 2009. Multimodal signalling in animals. *Encyclopedia of Neuroscience*, Köide 5, pp. 1095–1105.
- Ou, M. et al., 2015. Responses of pink salmon to CO<sub>2</sub>-induced aquatic acidification. *Nature*, Köide 5, p. 950–955 .
- Owens, A., Meyer-Rochow, V. & Yang, E.-C., 2018. Short- and mid-wavelength artificial light influences the flash signals of *Aquatica ficta* fireflies (Coleoptera: Lampyridae). *PlosOne*.
- Papes, S. & Ladich, F., 2011. Effects of temperature on sound production and auditory abilities in the Striped Raphael Catfish *Platydoras armatulus* (Family Doradidae). *PLoS One*, Köide 6.
- Park, D., Hempleman, S. & Propper, C., 2001. Endosulfan exposure disrupts pheromonal systems in the red-spotted newt: a mechanism for subtle effects of environmental chemicals. *Environmental Health Perspectives*, Köide 109, p. 669–673.
- Parmesan, C., 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Köide 37, p. 637–669.
- Partan, S. R., 2016. Multimodal shifts in noise: switching channels to communicate through rapid environmental change. *Animal Behaviour*, Köide 124, pp. 325–337.
- Partan, S. R., 2017. Multimodal shifts in noise: switching channels to communicate through rapid environmental change. *Animal Behaviour*, Köide 124, pp. 325–337.
- Partan, S. R., Fulmer, A. G., Gounard, M. A. M. & Redmond, J. E., 2010. Multimodal alarm behavior in urban and rural gray squirrels studied by means of observation and a mechanical robot. *Current Zoology*, Köide 56, p. 313–326.
- Patten, M. & Kelly, J., 2010. Habitat selection and the perceptual trap. *Ecological Applications*, Köide 20, p. 2148–2156.
- Peng, C., Zhao, X. & Liu, G., 2015. Noise in the sea and its impacts on marine organisms. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, Köide 12, p. 12304–12323.



- Pfennig, K., 1998. The evolution of mate choice and the potential for conflict between species and mate-quality recognition. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, Köide 265, pp. 1743-1748.
- Pistevos, J. C. A. et al., 2015. Ocean acidification and global warming impair shark hunting behaviour and growth. *Scientific Reports*, Köide 5.
- Plessis, K. d. et al., 2012. The costs of keeping cool in a warming world: Implications of high temperatures for foraging, thermoregulation and body condition of an arid-zone bird. *Global Change Biology*, Köide 18, pp. 3063-3070.
- Polo-Cavia, N., Burraco, P. & Gomez-Mestre, I., 2016. Low levels of chemical anthropogenic pollution may threaten amphibians by impairing predator recognition. *Aquatic Toxicology*, Köide 172, pp. 30-35.
- Poot, H. et al., 2008. Green light for nocturnally migrating birds. *Ecology and Society*, Köide 13, p. 47.
- Popper, A. & Schilt, C. ..., 2008. *Hearing and acoustic behavior (basic and applied)*. New York: Springer .
- Preininger, D. et al., 2013. Multimodal signaling in the small torrent frog (*Micrixalus saxicola*) in a complex acoustic environment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, Köide 67, p. 1449–1456.
- Pyle, G. & Couture, P., 2012. *Nickel, Fish Physiology: Homeostasis and Toxicology of Essential Metals*. San Diego: Elsevier.
- Radford, A. N., Kerridge, E. & Simpson, S., 2014. Acoustic communication in a noisy world: can fish compete with anthropogenic noise?. *Behavioral Ecology*, Köide 25, p. 1022–1030.
- Raffa, K., Andersson, M. & Schlyter, F., 2016. Host selection by bark beetles: playing the odds in a high stakes game. Pine bark beetles. *Advances in insect physiology*, Köide 50, pp. 1-74.
- Raiter, K. G., Possingham, H. P., Prober, S. M. & Hobbs, R. J., 2014. Under the radar: mitigating enigmatic ecological impacts.. *Trends in Ecology and Evolution* , Köide 29, p. 635–644.
- Read, J., Jones, G. & Radford, A. N., 2014. Fitness costs as well as benefits are important when considering responses to anthropogenic noise.. *Behavioral Ecology*, Köide 25, pp. 4-7.
- Reeves, M. et al., 2011. Twice as easy to catch? A toxicant and a predator cue cause additive reductions in larval amphibian activity. *Ecosphere*, Köide 2, pp. 1-20.
- Ríos-Chelén, A., Lee, G. & Patricelli, G., 2015. Anthropogenic noise is associated with changes in acoustic but not visual signals in red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Köide 69, pp. 1139-1151.
- Robertson, B. & Horváth, G., 2018. Color polarization vision mediates the strength of an evolutionary trap. *Evolutionary applications*, Köide 12, pp. 175-186.

- Rosa, P. & Koper, N., 2018. Integrating multiple disciplines to understand effects of anthropogenic noise on animal communication. *Ecosphere*, Köide 9.
- Rosa, R. et al., 2014. Early-life exposure to climate change impairs tropical shark survival. *Proceedings of the Royal Society B*, Köide 281.
- Rossi, T., Nagelkerken, I., Pistevidos, J. C. & Connell, S. D., 2016b. Lost at sea: ocean acidification undermines larval fish orientation via altered hearing and marine soundscape modification. *Biology Letters*, Köide 12.
- Roth, T. C. & Krochmal, A. R., 2015. The Role of Age-Specific Learning and Experience for Turtles Navigating a Changing Landscape. *Current Biology*, Köide 25, pp. 333-337.
- Saaristo, M. et al., 2018. Direct and indirect effects of chemical contaminants on the behaviour, ecology and evolution of wildlife. *Proceedings of the Royal Society B*.
- Savoca, M. & Nevitt, G., 2014. Evidence that dimethyl sulfide facilitates a tritrophic mutualism between marine primary producers and top predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Köide 111, p. 4157–4161.
- Schmidt, R., Morrison, A. & Kunc, H., 2014. Sexy voices – no choices: male song in noise fails to attract females. *Animal Behaviour*, Köide 94, pp. 55-59.
- Schnitzler, H., Moss, C. & Denzinger, A., 2003. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats.. *Trends in Ecology & Evolution*, Köide 18, p. 386–394.
- Schoeman, M. & Jacobs, D., 2011. The relative influence of competition and prey defences on the trophic structure of animalivorous bat ensembles.. *Oecologia*, Köide 166, p. 493–506.
- Schwarze, S. et al., 2016. Weak Broadband Electromagnetic Fields are More Disruptive to Magnetic Compass Orientation in a Night-Migratory Songbird (*Erithacus rubecula*) than Strong Narrow-Band Fields. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*.
- Senner, N. R., Stager, M. & Sandercock, B. K., 2016. Ecological mismatches are moderated by local conditions for two populations of a long-distance migratory bird. *Oikos*, Köide 126, pp. 61-72.
- Seto, K., Fragkias, M., Güneralp, B. & Reilly, M., 2011. A meta-analysis of global urban land expansion. *PLoS ONE*, Köide 6.
- Shaw, A. & Kokko, H., 2014. Mate finding. Allee effects and selection for sex-biased dispersal. *Animal Ecology*, Köide 83, pp. 1256-1267.
- Siebeck, U. E., O'Connor, J., Braun, C. & Leis, J. M., 2015. Do human activities influence survival and orientation abilities of larval fishes in the ocean?. *Integrative zoology*, Köide 10, pp. 65-82.
- Sih, A., 2013. Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: a conceptual overview. *Animal Behaviour*, Köide 85, pp. 1077-1088.

- Silva, D. A. et al., 2014. Artificial night lighting rather than traffic noise affects the daily timing of dawn and dusk singing in common European songbirds. *Behavioral Ecology*, Köide 25, pp. 1037-1047.
- Simpson, S. D. et al., 2011. Ocean acidification erodes crucial auditory behaviour in a marine fish.. *Biology Letters*, Köide 7, p. 917.
- Simpson, S. et al., 2011. Ocean acidification erodes crucial auditory behaviour in a marine fish. *Biology Letter*, Köide 7, p. 917–920.
- Simpson, S., Purser, J. & AN, R., 2015. Anthropogenic noise compromises antipredator behaviour in European eels. *Global Change Biology*, Köide 21, pp. 586-593.
- Slabbekoorn, H., 2013. Songs of the city: noise-dependent spectral plasticity in the acoustic phenotype of urban birds. *Animal Behaviour*, Köide 85, p. 1089–1099.
- Slabbekoorn, H. et al., 2010. A noisy spring: the impact of globally rising underwater sound levels on fish. *Trends in Ecology and Evolution*, Köide 25, pp. 419-427.
- Sloman, K., 2007. Effects of trace metals on salmonid fish: the role of social hierarchies. *Applied Animal Behaviour Science*, Köide 104, p. 326–345.
- Small, G. E., Pringle, C. M., Pyron, M. & Duff, J. H., 2011. Role of the fish *Astyanax aeneus* (Characidae) as a keystone nutrient recycler in low-nutrient Neotropical streams.. *Ecology*, Köide 92, p. 386–397.
- Smith, J. J., Leduc, A. O. H. C. & Brown, G. E., 2008. Chemically mediated learning in juvenile rainbow trout. Does predator odour pH influence intensity and retention of acquired predator recognition?. *Journal of Fish Biology*, Köide 72, p. 1750–1760.
- Smith, M. E. & Monroe, J. D., 2016. Causes and consequences of sensory hair cell damage and recovery in fishes. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, Köide 877, p. 393–417.
- Snell-Rood, E. C., 2012. The effect of climate on acoustic signals: Does atmospheric sound absorption matter for bird song and bat echolocation?. *Journal of the Acoustical Society of America*, Köide 131, pp. 1650-1658.
- Soeffker, M. & Tyler, C., 2012. Endocrine disrupting chemicals and sexual behaviors in fish—a critical review on effects and possible consequences. *Critical Reviews in Toxicology*, Köide 42, p. 653–668.
- Sopinka, N., Marentette, J. & Balshine, S., 2010. Impact of contaminant exposure on resource contests in an invasive fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Köide 64, p. 1947–1958.
- Stevens, M., 2013. *Sensory Ecology, Behaviour, and Evolution*. s.l.:Oxford Scholarship Online.
- Stilz, W. & Schnitzler, H., 2012. Estimation of the acoustic range of bat echolocation for extended targets.. *Journal of the Acoustical Society of America*, Köide 132, p. 1765–1775.

- Stracey, C., Wynn, B. & Robinson, S., 2014. Light pollution allows Northern mockingbird (*Mimus polyglottos*) to feed nestlings after dark. *The Wilson Journal of Ornithology*, Köide 126, p. 366–369.
- Zielinski, B. & Hara, T., 2006. *Olfaction*. San Diego: Elsevier.
- Zimova, M., Mills, L. & Nowak, J., 2016. High fitness costs of climate change induced camouflage mismatch in a seasonally colour moulting mammal.. *Ecology Letters*, Köide 19, p. 299–307.
- Takahashi, T. T., 2010. How the owl tracks its prey – II. *Journal of Experimental Biology*, Köide 213, p. 3399–3408.
- Tałańda, J., Maszczyk, P. & Babkiewicz, E., 2018. The reaction distance of a planktivorous fish (*Scardinius erythrophthalmus*) and the evasiveness of its prey (*Daphnia pulex* × *pulicaria*) under different artificial light spectra. *Limnology*, Köide 18, p. 311–319.
- Tan, D. et al., 2007. One molecule, many derivatives: a never-ending interaction of melatonin with reactive oxygen and nitrogen species?. *Journal of Pineal Research*, Köide 42, pp. 28-42.
- Tierney, K. et al., 2010. Olfactory toxicity in fishes. *Aquatic Toxicology*, Köide 96, pp. 20-26.
- Tohse, H., Ando, H. & Mugiya, Y., 2004. Biochemical properties and immunohistochemical localization of carbonic anhydrase in the sacculus of the inner ear in the salmon *Oncorhynchus masou*.. *Comparative Biochemistry & Physiology*, Köide 137, p. 87–94.
- Tyler, N. et al., 2016. Cryptic impact: Visual detection of corona light and avoidance of power lines by reindeer. *Wildlife Society Bulletin*, Köide 40, pp. 50-58.
- UNEP, 2013. *Global chemicals outlook—towards sound management of chemicals*. Geneva: United Nations Environment Programme.
- Vacha, M., Půžová, T. & Kvíčalová, M., 2009. Radio frequency magnetic fields disrupt magnetoreception in American cockroach. *The Journal of Experimental Biology*, Köide 212, pp. 3473-3477.
- Wale, M. A., Simpson, S. D. & Radford, A. N., 2013. Noise negatively affects foraging and antipredator behaviour in shore crabs. *Animal Behaviour*, Köide 86, pp. 111-118.
- Van Geffen, K. et al., 2015. Artificial night lighting disrupts sex pheromone in a noctuid moth. *Ecological Entomology*, Köide 40, pp. 401-408.
- van Geffen, K. et al., 2015. Artificial light at night inhibits mating in a Geometrid moth. *Insect Conserv Divers*, Köide 8, pp. 282-287.
- van Oudenhove, L. et al., 2011. Temperature limits trail following behaviour through pheromone decay in ants. *Naturwissenschaften*, Köide 98, pp. 1009-1017.
- Ware, H. E., McClure, C. J., Carlisle, J. D. & Barber, J. R., 2015. A phantom road experiment reveals traffic noise is an invisible source of habitat degradation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Köide 112, p. 12105–12109.

- Weilgart, L. S., 2007. The impacts of anthropogenic ocean noise on cetaceans and implications for management. *Canadian Journal of Zoology*, Kõide 85, p. 1091–1116.
- Verdú, J. R. et al., 2015. Low doses of ivermectin cause sensory and locomotor disorders in dung beetles. *Scientific Reports*, Kõide 5.
- Willis, K. L., 2016. Underwater hearing in turtles. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, Kõide 875, p. 1229–1235.
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W., 2014. Sensing magnetic direction in birds: radical pair processes involving cryptochrome. *Biosensors*, Kõide 4, p. 221–242.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R., 1972. Magnetic compass of European robins. *Science*, Kõide 176, p. 62–64 .
- Wingfield, J., 2008. Comparative endocrinology, environment and global change. *General and Comparative Endocrinology*, Kõide 157, p. 207–216.
- Winter, Y., López, J. & von Helversen, O., 2003. Ultraviolet vision in a bat. *Nature*, Kõide 425, pp. 612-614.
- Visser, M. E. & Both, C., 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society*, Kõide 272, p. 2561–2569.
- Voigt, C. et al., 2017. Migratory bats respond to artificial green light with positive phototaxis. *PlosOne*.
- Wright, A. et al., 2007. Anthropogenic noise as a stressor in animals: a multidisciplinary perspective. *International Journal of Comparative Psychology*, Kõide 20, p. 250 – 273.
- Wu, C.-H. & Elias, D. O., 2014. Vibratory noise in anthropogenic habitats and its effect on prey detection in a web-building spider. *Animal Behaviour*, Kõide 90, pp. 47-56.
- Wysocki, L. et al., 2007. Effects of aquaculture production noise on hearing, growth, and disease resistance of rainbow trout *Onchomys mykiss*. *Aquaculture* , Kõide 272, p. 687 – 697.
- Yeomans, R., 1995. Water-finding in adult turtles: random search or oriented behaviour?. *Animal Behaviour*, Kõide 49, pp. 977-987.
- Yorzinski, J. et al., 2015. Artificial light pollution increases nocturnal vigilance in peahens. *PeerJ*, Kõide 3.
- Yoshii, T., Ahmad, M. & Helfrich-Förster, C., 2009. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity of *Drosophila*'s circadian clock. *PLoS Biology*, Kõide 7.

Mina, Helerin Lilleleht,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Meeleleundite funktsioneerimine muutuvates keskkonnatingimustes“, mille juhendaja on Marko Mägi, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

*Helerin Lilleleht*

**30.05.2019**